

Zoologischer Anzeiger

Gegründet von
VICTOR CARUS

Fortgeführt von
EUGEN KORSCHELT

Herausgegeben von
BERTHOLD KLATT

Professor an der Universität Hamburg

Zugleich
Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

8. Supplementband



Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig / 1935

Verhandlungen
der
Deutschen
Zoologischen Gesellschaft E. V.

auf der
37. Jahresversammlung in Stuttgart
vom 9. bis 11. Juli 1935

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

Prof. Dr. C. APSTEIN
Schriftführer der Gesellschaft

Mit 114 Abbildungen im Text



Copyright 1935 by Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. Leipzig
Printed in Germany / Druck von Paul Dünnhaupt, Köthen (Anhalt)

37. Jahresversammlung in Stuttgart

vom 9.—11. Juli 1935.

1. Anwesende.

Vorstand: Prof. Dr. E. MATTHES (Greifswald), Prof. Dr. W. J. SCHMIDT (Gießen), Prof. Dr. C. APSTEIN (Berlin) Schriftführer.

Mitglieder: Prof. Dr. W. ARNDT (Berlin), Dr. H. W. DENZER (Berlin), Frl. Dr. H. DIETZEL (Köln), Prof. Dr. R. DOHRN (Neapel), Prof. Dr. R. DROST (Helgoland), Dr. F. DUSPIVA (Kopenhagen, Valby), Prof. Dr. F. EGGLERS (Kiel), Dr. B. EGGERT (Tübingen), Prof. Dr. F. G. FISCHER (Freiburg i. Br.), Prof. Dr. V. FRANZ (Jena), Prof. Dr. K. v. FRISCH (München), Prof. Dr. B. GEINITZ (Freiburg i. Br.), Prof. Dr. U. GERHARDT (Halle a. S.), Prof. Dr. H. GIERSBERG (Breslau), Dr. G. GOTTSCHEWSKI (Berlin-Dahlem), Prof. Dr. G. GRIMPE (Leipzig), Dr. H. HÄNEL (Leipzig), Prof. Dr. J. W. HARMS (Tübingen), Prof. Dr. O. HARNISCH (Köln), Prof. Dr. M. HARTMANN (Berlin-Dahlem), Prof. Dr. A. HASE (Berlin-Dahlem), Dr. K. HENKE (Berlin-Dahlem), Dr. W. HERRE (Halle a. S.), Prof. Dr. K. HERTER (Berlin), Geh. Rat. Prof. Dr. R. HERTWIG (München), Dr. E. v. HOLST (Neapel), H. HOLTZINGER-TENEVER (Oldenburg), Frl. Dr. D. ILSE (München), Kand. K. JUNG (Kiel), Prof. Dr. G. JUST (Greifswald), Dr. H. KAHMANN (Berlin), Prof. Dr. B. KLATT (Hamburg), Prof. Dr. O. KOEHLER (Königsberg), Dr. W. KÖHLER (Zürich), Prof. Dr. A. KRÄMER (Stuttgart), Prof. Dr. A. KÜHN (Göttingen), Dr. W. KUHL (Frankfurt a. M.), Prof. Dr. O. KUHN (Köln), Dr. F. E. LEHMANN (Bern), Dr. E. LINDNER (Stuttgart), Dr. W. LUDWIG (Halle a. S.), Prof. Dr. O. MANGOLD (Erlangen), B. MAYER (Freiburg i. Br.), Dr. E. MENNEE (Halle a. S.), Dr. R. MERTENS (Frankfurt a. M.), Prof. Dr. H. MERTON (Heidelberg), MORTIMER (Berlin-Dahlem), Prof. Dr. A. PENNERS (Würzburg), Dr. O. PFLUGFELDER (Tübingen), Prof. Dr. M. POPOFF (Sofia), Prof. Dr. H. PRELL (Tharandt), Prof. Dr. M. RAUTHER (Stuttgart), Dr. M. RADOVANOVIC (Serajewo), Prof. Dr. E. REISINGER (Köln), Dr. P. E. RIETSCHEL

(Frankfurt a. M.), Dr. G. A. RÖSCH (Hohenheim), Dr. E. ROTMANN (Freiburg i. Br.), Dr. O. SCHINDLER (München), Geh. Rat Prof. Dr. A. SCHUBERG (Stuttgart), Kand. H. SICK (Kiel), Geh. Rat Prof. Dr. H. SPEMANN (Freiburg i. Br.), Dr. A. SPIEGEL (Tübingen), Dr. G. STEINER (Karlsruhe), Prof. Dr. H. A. STOLTE (Tübingen), Dr. O. STREBEL (Speyer a. Rh.), Prof. Dr. F. SÜFFERT (Freiburg i. Br.), Dr. W. ULRICH (Berlin-Dahlem), Prof. Dr. R. VOGEL (Stuttgart), Prof. Dr. W. VOGT (München), Dr. R. WEIGMANN (Göttingen), Dr. TH. WOHLFAHRT (München), Dr. E. WOLF (Stuttgart), Prof. Dr. W. WUNDER (Breslau), zusammen 76 Mitglieder.

Gäste: Kand. DIETER BAUSENHARDT (Tübingen), Dr. H. BAUTZMANN (Kiel), Fr. ELSE BAUTZMANN (Kiel), Dr. BERCKHEMER (Stuttgart), Fr. GERDA BERKHEMER (Stuttgart), Frl. MARCELLA BOVERI (Würzburg), Frl. GERTRUD BRUNNER (München), Stadtschulrat Dr. CUHORST (Stuttgart), Reg.-Rat Dr. DEYHLE (Stuttgart), Studienass. Dr. PAUL DITTUS (Tübingen), Ass. Dr. A. FABER (Stuttgart), Dr. H. FREKSA (Tübingen), Fr. Dr. KÄTHE GIERSBERG (Breslau), Dr. WILLI GOTZ (Stuttgart), H. GONTARSKI (Frankfurt a. M.), Frau GRIMPE (Leipzig), Ober-Med.-Rat i. R. Dr. R. GROSS (Stuttgart), Dr. HARTWIG (Freiburg i. Br.), Direktor des Aquariums Dr. O. HEINROTH (Berlin), Fr. HEINROTH (Berlin), Fr. M. HERTER (Berlin), Dr. KÜHNLE (Stuttgart), Fr. GERTRUD KUHL (Frankfurt a. M.), Dr. LANGENDORFF (Stuttgart), Prof. E. LEHMANN (Tübingen), Frl. Dr. SENTA LEUTELET (Innsbruck), Frl. Dr. ALICE LIEBER (Tübingen), Dr. MANT, Deutsches Nachrichtenbüro (Stuttgart), Frl. MARIANNE MEISENHEIMER (Tübingen), Fr. GRETE MENNER (Halle a. S.), Stud. rer. nat. MÜLLER (Stuttgart), Dr. ERNST MÜLLER, Schwäbischer Merkur (Stuttgart), Forstreferendar B. PFISTER (Blaubeuren), Dr. H. REICH (Stettin), Prof. Dr. M. REIHLEN (Stuttgart), Fr. EMMY REISINGER (Köln), Dr. REITZ, Neues Tageblatt (Stuttgart), Dr. SCHNEIDER (München), Fr. S. SCHUBERG (Stuttgart), Kand. ERNST OTTO SCHWARZ (Stuttgart), Fr. Dr. SEEGER (Stuttgart), Studienrat Dr. E. SILBER (Stuttgart-Degerloch), Fr. KLARA SPEMANN (Freiburg i. Br.), Frl. MARIANNE STANISLAUS (München), Prof. Dr. STORTZ, Rektor der Technischen Hochschule (Stuttgart), Prof. WALDSCHMIDT (Stuttgart), Prof. Dr. H. WALTER (Stuttgart), Frl. ELSE WEHMEIER (Freiburg i. Br.), WILHELM WINDECKER (Frankfurt a. M.), Dr. C. v. WOELLWARTH (Bern), Dr. TSUNEO YAMADA (München). Zusammen 51 Gäste.

2. Tagesordnung.

Zugleich eine Übersicht über den Verlauf der 37. Jahresversammlung.

Montag, den 8. Juli:

8 Uhr: Begrüßungsabend im Festsaal des »Hindenburgbau« (gegenüber dem Hauptbahnhof, Eingang in der Durchfahrt beim Planetarium).

Dienstag, den 9. Juli:

1. Sitzung 9–1 Uhr im Großen Hörsaal der Technischen Hochschule (Neubau, Keplerstraße 10).

Ansprachen: Prof. E. MATTHES, Greifswald, Reg.-Rat Dr. DEYHLE als Vertreter des Kulturministeriums, Prof. Dr. STORTZ, Magnifizenz, Rektor der Technischen Hochschule, Dr. CUHORST, Stadtrat und Kulturreferent, Prof. M. RAUTHER, Begrüßung und Überblick über die Zoologie in Stuttgart (s. Nr. 3).

Bericht des Schriftführers (Nr. 4).

Geschäftliches: Wahl einer Kommission zur Beratung über den Vorschlag zu »Diplombiologen«.

1. Referat: K. HENKE (Berlin-Dahlem): Über Bau und Entwicklung tierischer Zeichnungsmuster.

Vorträge: W. LUDWIG, H. A. STOLTE, A. PENNERS.

2. Sitzung 3–5 Uhr ebenda.

Vorträge: H. GIERSBERG, E. MENNER, K. HERTER, O. KOEHLER mit Film.

Demonstrationen im kleinen Hörsaal: H. SICK, H. HOLTZINGER-TENEVER.

5–5½ Uhr: Photographische Aufnahmen der Mitglieder und Gäste.

5½ Uhr: Autobusfahrt zur Solitude (Kurze Kaffeepause); Spaziergang zum Bärenschlößle und den Parkseen; Rückfahrt zur Höhengaststätte »Schönblick«; hier von 8 Uhr ab zwangloses Beisammensein.

Mittwoch, den 10. Juli:

3. Sitzung 8½–1 Uhr.

Vortrag: F. EGGERS.

Geschäftliches: E. LINDNER, Mitteilungen über die zweitägige Exkursion in die Schwäbische Alb. — M. HARTMANN, Einladung zum Besuch der Station in

Rovigno. — Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes (4c). — Bericht über Zoologischen Bericht (4d) und »Tierreich« (4e). — Vorschläge für die Vorstandswahl 1936/37 (4f).

2. Referat: F. SÜFFERT (Freiburg i. Br.): Neuere Untersuchungen über visuelle Anpassung.

Vorträge: O. HARNISCH, W. WUNDER, W. HERRE.

Für die Damen werden Besichtigungen von Sehenswürdigkeiten veranstaltet:

10 Uhr: Treffpunkt in der Vorhalle des Hochschulneubaus (Keplerstr. 10) zum Besuch des Lindenmuseums (Ostasiatische Abteilung) und gegebenenfalls des Landesgewerbemuseums.

4. Sitzung 2 $\frac{1}{2}$ -5 Uhr.

Vorträge: O. SCHINDLER mit Film, E. ROTMANN, F. G. FISCHER, A. SPIEGEL mit Film, W. VOGT mit Film.

Parallelsitzung 2 $\frac{1}{2}$ -4 $\frac{1}{4}$ Uhr.

Vorträge: P. RIETSCHEL, A. HASE, H. HOLTZINGER-TENEVER, M. RADOVANOVIC.

5-5 $\frac{1}{2}$ Uhr: Besichtigung der Württ. Naturaliensammlung (Nekkarstraße 6).

Anschließend: Autobusfahrt nach Hohenheim; Besichtigung des Tierzucht-Instituts (Prof. Dr. CARSTENS, Dr. RÖSCH) und des Botanischen Gartens (Prof. Dr. SCHRÖDER) der Landwirtschaftlichen Hochschule; 7 $\frac{1}{2}$ Uhr gemeinsames Abendessen in der Speisemeisterei daselbst; Rückfahrt etwa 9 Uhr.

Donnerstag, den 11. Juli:

5. Sitzung 8 $\frac{3}{4}$ -11 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Vortrag: W. KUHL und Demonstration mit Filmen.

Geschäftliches: Um 10 Uhr für die Damen Treffpunkt am Besuch des Schloßmuseums und des Museums der Bildenden Künste. Antrag APSTEIN (4h), Antrag GEINITZ (4i). A. KÜHN, Bericht über die Beratung betreffs „Diplombiologie“ (4k). Vorwahlresultat (4l). Herr Prof. R. DOHRN bittet um zahlreichen Besuch der Zoologischen Station in Neapel.

Vorträge: B. MAYER, H. KAHMANN mit Film, E. v. HOLST, MORTIMER, M. HARTMANN, F. DUSPIVA, K. JUNG, W. VOGT mit Film.

Schlußwort: E. MATTHES.

- 2 Uhr: Gemeinsames Mittagessen im Stadtgarten-Restaurant, Kanzleistr. 50.
- 4 Uhr: Abfahrt mit Autobus über Ludwigsburg nach Steinheim a. d. Murr. Besichtigung der als Fundstätten von Eiszeittieren und des Steinheimer Urmenschen bekannten Kiesgruben, mit Vorweisung neuer Funde. (Führung: Hauptkonservator Dr. BERKHEMER.) Rückfahrt über Marbach (Schillermuseum). Ankunft in Stuttgart gegen 8 Uhr. Diejenigen Mitglieder und Gäste, die nicht an dem Ausflug nach Steinheim a. d. Murr teilnehmen, werden vom Franckhschen Verlag (W. KELLER & Co.), Stuttgart, Pfitzerstr. 5-7, nachmittags, zur Besichtigung des Verlagshauses (Buchverlag und Lehrmittelabteilung) und zu einer Tasse Kaffee freundlichst eingeladen.

Freitag, den 12. und Sonnabend, den 13. Juli:

Exkursion in die Schwäbische Alb.

1. Tag: Eisenbahnfahrt ab Stuttgart 8.06 Uhr nach Pfullingen, Wanderung über die »Wanne« zur Nebelhöhle (Besichtigung) und zum Lichtenstein (Mittagessen und längere Rast). Übernachten im Hotel Treifelberg (Lichtenstein).
2. Tag: 6.04 Uhr mit der Bahn nach Schenklingen, Wanderung bis Blaubeuren (Blautopf, Hochaltar), Ausflug ins Lautertal bei Herrlingen (Apollo-Flugplatz), Fahrt bis Ulm 17.16 Uhr, Rückfahrt nach Stuttgart 18.52 Uhr. Führung: Dr. FABER (Flora), Hauptkonservator Dr. LINDNER und Prof. Dr. VOGEL (Fauna), St. R. Dr. SIHLER (Blaubeuren und Ulm).

3. Ansprachen und Grüße.

Der Vorsitzende, Herr Prof. E. MATTHES:

Verehrte Gäste, liebe Kollegen!

Im Namen des Vorstandes eröffne ich die 37. Tagung der D. Z. G. und danke allen, die unserer Einladung Folge leisteten, Gästen und Mitgliedern, herzlich für ihr Erscheinen. Zu besonderer Ehre gereicht es mir, einen Vertreter des Württembergischen Kultusministeriums, Herrn Reg.-Rat Dr. DEYHLE, in unserer Mitte begrüßen zu dürfen. Sodann möchte ich ganz besonders Seine Magnifizenz den Rektor der Technischen Hochschule Stuttgart, Herrn Prof. Dr.-Ing. STORTZ, begrüßen und ihm zugleich unsfern verbindlichsten Dank dafür aussprechen, daß er uns die schönen Räume der ihm unterstehenden Hochschule für unsere

Tagung zur Verfügung stellte. Als Vertreter der Stadt Stuttgart habe ich die Freude und Ehre, Herrn Stadtschulrat Dr. CUHORST begrüßen zu dürfen. Die Anwesenheit der genannten Herren ist uns ein wertvolles Zeugnis für den Widerhall, den unsere Arbeit auch außerhalb der Mauern der Universitäten und anderer Forschungsstätten findet. Möchte dieses Verständnis für die Notwendigkeit entsagungsvoller wissenschaftlicher Arbeit, deren Ergebnisse nicht immer und unmittelbar praktisch verwertbar sein können, immer breitere Schichten unseres Volkes durchdringen, zu gegenseitigem Nutzen und zum Wohle unseres geliebten Vaterlandes.

Einen Dank habe ich noch auszusprechen. Er gilt unserm lieben Kollegen, Herrn Prof. Dr. M. RAUTHER, für die Einladung nach Stuttgart und die Vorbereitung unserer Tagung. Daß eine solche Vorbereitung recht viel Mühe macht, mehr als diejenigen Kollegen sich denken, die mit ihrer Anmeldung zur Teilnahme, zu Vorträgen, zu den Exkursionen bis zum letzten Augenblick warten, ist manchem von uns aus eigner Erfahrung bekannt. Diesmal lagen die Dinge insofern besonders schwierig, als die Entscheidung darüber, ob wir nach Stuttgart oder nach Wien gehen würden, erst sehr spät getroffen werden konnte. Daß die Entscheidung schließlich nicht für Wien fallen konnte, wird mit mir mancher von uns schmerzlich bedauert haben. Denn — und das sei unseren österreichischen Kollegen auch von dieser Stelle aus zugerufen — wir haben in ihnen über jede Grenze hinweg stets nur den Bruder gesehen, und dieses Gefühl unlösbarer Verbundenheit ist heutzutage vielleicht stärker als je zuvor.

Wenn wir nun aber nach Stuttgart gekommen sind, so darf das beileibe nicht als eine Verlegenheitslösung betrachtet werden. Nein, lieber Herr Kollege RAUTHER, wir sind sehr gern zu Ihnen gekommen, und wir sind auch sehr gern nach Stuttgart gekommen, jener Stadt, die den Ruf genießt, die schönst gelegene Großstadt Deutschlands zu sein.

Eine traurige Pflicht habe ich noch zu erfüllen. Wir wollen uns in Ehrfurcht und treuem Gedenken derjenigen erinnern, die im letzten Jahre aus unseren Reihen geschieden sind.

Wir alle stehen wohl noch unter dem erschütternden Eindruck der uns vor wenigen Tagen zugegangenen Nachricht von dem Heimgang unseres hochgeschätzten und allverehrten KARL HEIDER. Er starb im 80. Lebensjahre in seiner Steirischen Heimat. KARL H. war eins der ältesten Mitglieder unserer Gesellschaft und eins

unserer 4 Ehrenmitglieder. Seine Verdienste um unsere Wissenschaft, niedergelegt in zahlreichen Monographien und Einzelbeiträgen, zusammengefaßt in lehrbuchmäßigen Darstellungen von geradezu klassischer Form, sichern ihm ein bleibendes Andenken in der Geschichte der zoologischen Wissenschaft. Manchem von uns war er ein väterlicher Freund, und wie einem gütigen Vater trauern ihm die deutschen Zoologen nach.

Ferner verstarb am 3. 12. 34 unser verehrter Kollege Professor Dr. LOHMANN. Auch seine Verdienste um unsere Wissenschaft und unsere Gesellschaft werden unvergessen bleiben. Ich brauche in diesem Kreise Näheres darüber nicht zu sagen. Es verstarben ferner Prof. J. E. V. BOAS, Kopenhagen, Prof. Dr. v. BUTTEL-REEPEN, Leiter des Naturhistorischen Museums Oldenburg, Dr. L. COHN, Bremen, Prof. Dr. KUHLGATZ, Berlin, der sich besonders als Schriftleiter des *Nomenclator animalium* um unsere Wissenschaft verdient gemacht hat, Prof. W. FISCHER, Bergedorf, Dr. LUDWIG WUNDERLICH, Köln, dessen Tod bereits in das Jahr 1933 fällt, wovon wir aber jetzt erst Nachricht erhielten, und es verstarb schließlich am 9. 5. 35 Prof. Dr. Ernst BRESSLAU in São Paulo, Brasilien. Seinen Tod empfinden wohl manche mit mir als besonders tragisch. Noch vor 2 Jahren konnten wir unsere Tagung in seinem schönen Institut in Köln am Rhein abhalten. In der Zwischenzeit zwang ihn ein unverschuldetes Geschick, sich eine neue Heimat und Wirkungsstätte zu suchen. Seiner Tatkraft und Begeisterungsfähigkeit gelang es, dieses Ziel in verhältnismäßig kurzer Zeit zu erreichen, damit seinem Leben einen neuen Inhalt zu geben und jede Verbitterung zu überwinden. Mitten aus rastloser Arbeit und großen Plänen heraus rief ihn der unerbittliche Tod ab.

Haben wir soeben der traurigen Tage für unsere Gesellschaft gedacht, so wollen wir auch der frohen nicht vergessen. Einer ganzen Reihe von Mitgliedern konnten wir unsere Glückwünsche zu hohen Geburtstagen aussprechen. Unsere Glückwunschkarten und die Antworten darauf liegen zur Einsicht aus. Hier möchte ich mich darauf beschränken, lediglich die Namen zu nennen. Wir gratulierten Herrn Prof. Dr. F. VEJDOWSKY zum 85. Geburtstage, den Herren Geh.-Rat Prof. Dr. L. DÖDERLEIN, Hofrat Prof. Dr. C. GROBBEN, Exz. Prof. Dr. von KENNEL und Prof. Dr. J. KOLBE zum 80. Geburtstage, und schließlich den Herren Prof. Dr. L. BREITFUSS, Prof. Dr. C. CORI, Prof. Dr. HANDLIRSCH, Prof. Dr. L. RHUMBLER, Geh. Rat Prof. Dr. A. SCHUBERG, Prof. Dr. von UEXKÜLL und Dr. W. WOLTERSTORFF zum 70. Geburtstage. Auch sandten

wir dem Muséum d'Histoire naturelle in Paris einen Glückwunsch zur Feier des 300jährigen Bestehens.

Meine Damen und Herren! Es ist ein vielbefolgter Brauch bei Eröffnung unserer Tagung, einen Rückblick auf die Entwicklung unserer Wissenschaft zu geben, einen Überblick über ihre verschiedenen Forschungsziele und -methoden. Ich persönlich möchte auf derartige Betrachtungen ganz verzichten, einmal, weil ich mich keineswegs dazu berufen fühle, sodann weil es um jede Minute schade ist, die wir unseren Vortragenden, die uns über neue Ergebnisse der Forschung zu berichten haben, entziehen. So darf ich damit schließen, daß ich Sie noch einmal alle herzlich willkommen heiße und der Stuttgarter Tagung einen harmonischen und wissenschaftlich erfolgreichen Verlauf wünsche.

Herr Prof. M. RAUTHER:

Hochansehnliche Versammlung!

Allen an biologischer Forschung und Lehre beteiligten Stuttgatern gereicht es zur Freude und zur Ehre, die Deutsche Zoologische Gesellschaft wieder einmal, nach 27 Jahren, hier willkommen heißen zu dürfen. Wir danken es dem Herrn Ministerpräsidenten und Kultminister, seiner Magnifizenz dem Herrn Rektor der Technischen Hochschule und dem Herrn Oberbürgermeister unserer Landeshauptstadt, daß sie durch ihr Wohlwollen diese Veranstaltung ermöglicht und gefördert haben. Sie wird hier einen Boden finden, auf dem für biologisches Erkennen und demgemäß ausgerichtetes Handeln viel vorgearbeitet wurde und der für jede Bereicherung und Vertiefung unserer Einsichten freudig empfänglich ist.

Einer alten Gepflogenheit unsrer Gesellschaft folgend bitte ich, Sie in Kürze mit dem Werden der Einrichtungen für zoologische Forschung und Lehre in Stuttgart bekannt machen zu dürfen.

Herzog KARL EUGEN, dem das geistige Leben Württembergs so viel bedeutsame Antriebe verdankt, war es, der auch der Pflege wissenschaftlicher Tierkunde in Stuttgart die erste Stätte schuf. Es geschah, indem er im Jahre 1790 den jungen Dr. KARL FRIEDRICH KIELMEYER, einen Zögling seiner »Akademie«, zum Lehrer der Zoologie an eben dieser und zugleich zum »Aufseher« an dem eben damals verselbständigneten Naturalienkabinett bestimmte.

KIELMEYER, der zwar 1796 als Professor nach Tübingen ging, von 1816 bis 1844 aber als Direktor der wissenschaftlichen Anstalten wieder in Stuttgart wirkte, genoß bei seinen berühmtesten

Zeitgenossen, bei GOETHE, ALEXANDER VON HUMBOLDT, OKEN, JOH. MÜLLER u. v. a., das denkbar höchste Ansehen. Es gründete sich vornehmlich auf den Ruf seiner Vorlesungen und einen ausgebreiteten gelehrten Briefwechsel; denn im Druck erschien von ihm fast nichts als die am letzten Geburtstag des Herzogs (1793) gehaltene Rede: »Über die Verhältnisse der organischen Kräfte untereinander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse¹«.

Klarer noch als die Ausführungen über die Evolution der »Kräfte« in dieser Rede läßt die Vorlesung über »allgemeine Zoologie²« erkennen, daß KIELMEYER — trotz der naturphilosophischen Färbung seiner Ausführungen — durchaus den Ruhm eines der bedeutendsten Wegbereiter der neueren Entwicklungslehre verdient. Die Zurückführung der Ähnlichkeitsgrade der Lebewesen auf nähere oder fernere Stammesverwandtschaft —, die später als »biogenetisches Grundgesetz« formulierten Beziehungen zwischen Keimstadien und Organisationsstufen —, »vorübergehende oder bleibende« Variation als Beginn artlicher oder weitergehender Formensonderung —, dies und mancher andere später richtunggebende Gedanke ist hier klar ausgesprochen. Mehr noch bringt uns aber das Bestreben, den Wechselbeziehungen der Organismen zueinander und zur unbelebten Umwelt in allem Wandel Rechnung zu tragen, die belebte Erde als einen Gesamtorganismus zu erfassen, den zu Unrecht oft als Phantast abgetanen schwäbischen Denker und Forscher grade gegenwärtig wieder sehr nahe.

Neben KIELMEYER weilte an der Karls-Akademie in Stuttgart bekanntlich auch der etwas jüngere GEORGES CUVIER (geb. 1769 in der damals württembergischen Stadt Mömpelgard). Erst nach seinem Weggang von Stuttgart allerdings wurde CUVIER mit KIELMEYERS reicher Gedankenwelt genauer bekannt, und wenn er auch dessen vorauseilenden Ideen abhold war, so scheint er doch grade von ihm die stärksten Anregungen zur folgerichtigen Ausbildung der vergleichenden Methode empfangen zu haben³. Dankbar nannte er ihn seinen »Lehrer, dessen Genie er stets

¹ Wiederabdruck in: SUDHOFFS Arch. f. Gesch. d. Medizin 23, 1930. Ebd. dort die Aufsätze von BUTTERSACK »Karl Friedrich Kielmeyer. Ein vergessenes Genie« und BALSS »Kielmeyer als Biologe«.

² Nachschriften befinden sich in der Landesbibliothek und in der Naturaliensammlung zu Stuttgart. Auch das Buch von G. W. MÜNTER, »Allg. Zoologie oder Physik der organischen Körper«, Halle 1840, enthält in der Hauptsache einen Nachdruck dieser Vorlesung. Vgl. dazu RAUTHER, »Ungenutzte Quellen zur Kenntnis K. F. Kielmeyers« in: Bes. Beil. Staats-Anz. f. Württb. 1921 Nr. 6.

³ Vgl. BALSS a. a. O. S. 270 und SCHUSTER in: Arch. f. Gesch. d. Mathematik, der Naturwiss. u. der Technik 12, 1930, S. 24f.

ebenso bewundern, wie seine Persönlichkeit lieben« werde; ein freundschaftlicher Briefwechsel spann sich durch das ganze Leben der beiden ehemaligen Karlsschüler fort.

Seit dem Erlöschen der Hohen Karlsschule (1794) gab es einen zoologischen Hochschulunterricht in Stuttgart im Grunde erst wieder, als im Jahre 1867 GUSTAV JÄGER die tierkundliche Betreuung der drei damals in und um Stuttgart bestehenden Hochschulen übernahm, des »Polytechnikum« (später »Technische Hochschule«), der Tierarzneischule und der Landwirtschaftlichen Akademie (später Hochschule) in Hohenheim. Auf JÄGERS streitbare Gelehrtenpersönlichkeit ist nach und nach ein leicht humoristischer Schimmer gefallen, als er sich mehr und mehr volkstümlich gesundheitkundlichen Bestrebungen zuwandte, für die Wollkleidung kämpfte und eine etwas verfängliche Seelenlehre aufstellte. Aber man darf es dem »Woll- und Seelen-JÄGER« nicht vergessen, daß er einst (1857), schon vor DARWIN und HÄCKEL, das neuere Beweissystem der Abstammungslehre erfolgreich ausbaute, dann als einer der ersten Vorkämpfer für DARWIN in Deutschland wirksam auftrat; daß er ferner, als überaus kenntnisreicher spezieller Zoologe, uns eine ganz aus ökologischen Gesichtspunkten gestaltete deutsche Tierkunde schenkte, das heute noch schätzenswerte Buch »Deutschlands Tierwelt, nach ihren Standorten eingeteilt« (1878).

GUSTAV JÄGER starb erst 1917, trat aber schon 1884 von seinem Lehramt zurück. Sein Nachfolger wurde BENJAMIN KLUNZINGER, bekannt durch seinen vieljährigen Aufenthalt als Arzt und Naturforscher in Kosseir am Roten Meer. Die dort angelegten großen Sammlungen, besonders von Korallen, Krebsen und Fischen (jetzt im Besitz der Württembergischen Naturaliensammlung), gaben den Stoff zu den umfangreichen systematischen Werken, die neben vielen heimatkundlichen Arbeiten seine Stuttgarter Jahre ausfüllten.

Das Andenken von VALENTIN HAECKER, der von 1900 bis 1909 hier wirkte, und das von HEINRICH ERNST ZIEGLER ist so frisch, daß die Nennung ihrer Namen hier genügen wird, um Höhepunkte der Pflege unseres Fachs an den Stuttgarter Hochschulen zu kennzeichnen. ZIEGLER war der letzte ordentliche Professor für Zoologie (und Hygiene!) an der Technischen Hochschule. Bald schon nach seiner Herberufung schränkte sich durch die Aufhebung der Tierärztlichen Hochschule sein Wirkungskreis ein; und nach ZIEGLERS Tod (1925) wurde der zoologische Unter-

richt für die Naturwissenschaftler an der Technischen Hochschule und für die Landwirte in Hohenheim je einem besonderen Dozenten im Lehrauftrag übertragen.

Bei dieser Lage der Dinge konnten die von jeher sehr bescheidenen Unterrichtseinrichtungen an der Technischen Hochschule nur wenig entwickelt werden — mindestens im Äußeren. In dem kleinen, aus einem Kurszimmer und wenigen Nebenräumen bestehenden Zoologischen Institut konnten wir Sie schlechterdings nicht empfangen. Aber nachdem die Hochschulleitung in weitherzigster Weise und in voller Würdigung der Bedeutung einer biologischen Veranstaltung großen Stils in Stuttgart uns den schönsten der Hörsäle zur Verfügung gestellt hat, wird unsre Tagung, wie ich hoffe, gleichwohl wohl geborgen sein.

Ein Kapitel für sich ist die Geschichte der Stuttgarter Tiergärten⁴. Nur kurz sei daran erinnert, daß Stuttgart schon in den Jahren 1812–1816 eine bedeutende »Königliche Menagerie« besaß — nächst Schönbrunn und Paris wohl die älteste in Europa. Daß später manche bürgerliche Gründungen, wie die von WERNER und NILL, zu Ansehen gelangten. Dann folgte freilich, trotz der Blüte der Stadt und trotz des tapferen Bemühens einzelner, eine 30jährige trübe Zeit des Tiefstandes. Die Tatkraft unseres Herrn Oberbürgermeisters Dr. STRÖLIN verheißt aber jetzt auch auf diesem Gebiete in neuem Geiste einen frischen Aufstieg.

Die wesentliche andere Linie der Stuttgarter Zoologiepflege verläuft in der Naturaliensammlung. GEORG FRIEDRICH JÄGER, der hier seit KIELMEYERS Zeit die Sammlungen rezenter und fossiler Tiere verwaltete, schenkte sein Herz allerdings mehr den letzteren. Erst 1854 erhielt hier die »rezente Zoologie« wieder einen starken Antrieb durch FERDINAND KRAUSS, einen Mann, der als Gelehrter wohl nur noch wenigen Faunisten bekannt ist, der aber als Schöpfer des Grundstocks unsrer Sammlung mit den wertvollen Beständen besonders aus Südafrika, Australien, Guayana usw., hier im allerbesten Gedächtnis ist. KURT LAMPERT, der nach ihm (1890–1918) die Anstalt leitete, führte diese gute Überlieferung fort, trat zudem bekanntlich auch schriftstellerisch mehr hervor. Ich brauche nur an sein »Leben der Binnengewässer« zu erinnern, das mit den zahlreichen von J. VOSSELER gezeichneten Bildern wohl jedem von uns schon einmal nützlich gewesen ist. Heute glauben wir in unsrer zoologischen Sammlung mindestens für gewisse Abteilungen und Forschungsrichtungen, auch außer-

⁴ Vgl. KLUNZINGER in: Jahresh. Ver. f. vaterländ. Naturk. Württ. 66. 1910.

halb des Bereichs der Heimatforschung, einen recht brauchbaren Arbeitsapparat zu besitzen und damit einen Stand zu behaupten, den — bei der Entwicklung, die die zoologische Systematik genommen hat — ein mittleres Museum immerhin als guten Erfolg buchen darf.

Daneben erfuhr nach wie vor die Paläozoologie in der Naturaliensammlung durch OSKAR FRAAS (den Vater), EBERHARD FRAAS (den Sohn) und ihre Nachfolger eine sehr wirksame Förderung. Ja wir müssen ohne Neid sagen, daß der Reichtum vorzeitlicher Tierfunde, den die Gunst des schwäbischen Bodens spendete und noch fortgesetzt spendet, unsrem Museum immer mehr das besondere Gepräge gegeben hat. Es ist nun einmal so, daß die Ehrwürdigkeit jahrmillionenalter Fossilien, ihre unmittelbare Zeugniskraft für die Geschichte des Lebens, auch den schönsten und merkwürdigsten zeitgenössischen Geschöpfen in der öffentlichen Schätzung leicht den Rang streitig machen. Im Grunde ist es ja aber ein grade gegenwärtig wieder wünschenswerter Zustand, daß hier geologisch-paläontologische und faunistisch-ökologisch-morphologische Forschung und Darstellung noch äußerlich und innerlich in enger Verbindung geblieben sind.

Bei dem vorgesehenen Besuche dieses seit langem mit dem Stern im Baedeker ausgezeichneten Museums werden Sie vielleicht zunächst eine gewisse Enttäuschung empfinden. Sie werden es, immer noch recht unorganisch vereint mit dem Staatsarchiv, in einem Hause finden, das 1822 erbaut, 1863 erheblich, später aber nur noch sehr wenig erweitert wurde — das also im wesentlichen entstand lange bevor in Deutschland Gebäude eigens für naturkundliche Schau- und Forschungssammlungen sinnvoll erstellt wurden. Und Sie werden eine Darbietung in meist sehr ältlichen Behältern finden, die neueren musealen Grundsätzen nur sehr teilweise gerecht zu werden erlauben. Die Ungunst der Umstände hat bisher einen angemessenen Ausgleich zwischen dem mächtig wachsenden Reichtum der Bestände und ihrer Fassung vieler Bemühungen ungeachtet gehindert. Aber wir hoffen, daß Sie gern über manche äußeren Unzulänglichkeiten hinwegsehen und geneigt sein werden, es zunächst einmal als einen Vorzug dieses Landes anzusehen, daß es die inneren, sachlichen Werte über die Kunst der Aufmachung stellt.

Hierauf begrüßten die Versammlung: Herr Reg.-Rat Dr. DEYHLE für das Württembergische Kultusministerium, Herr Prof.

Dr.-Ing. STORTZ, Rektor der Technischen Hochschule, und Herr Stadtrat Dr. CUHORST, Kulturreferent der Stadt Stuttgart. Auch der Reichsstatthalter von Württemberg, Herr WILHELM MURR, ließ durch seinen SS-Oberführer Grüße an die Versammlung bestellen mit dem Bedauern, daß der Herr Reichsstatthalter die Tagung nicht besuchen konnte.

Ferner waren Grüße eingegangen von den beiden Vorstandsmitgliedern Herrn Prof. P. BUCHNER (Leipzig) und Herrn Prof. H. JORDAN (Utrecht), die an der Teilnahme verhindert waren.

4. Geschäftliches.

(Mit 1 Abbildung.)

4a. Bericht des Schriftführers für die Zeit von Ende Mai 1934 bis Anfang Juli 1935.

Unsere Pommersche Universitätsstadt Greifswald konnte zu Pfingsten vorigen Jahres in seinen Mauern 65 Mitglieder und 73 Gäste begrüßen, die mit Ausdauer den vielen bedeutsamen Vorträgen folgten, welche räumlicher Verhältnisse wegen zuerst im Botanischen, dann Zoologischen Institut gehalten wurden. Die prächtigen Ausflüge, namentlich nach Rügen und Hiddensee, hielten viele Mitglieder bis zuletzt zusammen. Ein stattlicher Band von 17 Bogen mit 64 trefflichen Abbildungen konnte schon im August den Mitgliedern zugehen.

Die Mitgliederzahl betrug Ende 1934: 437, heute 448.

Über die Verstorbenen sowie über Jubilare hat der Herr Vorsitzende in seiner Aussprache berichtet. Die Adresse an Prof. L. RHUMBLER sowie seine Antwort sind unten abgedruckt.

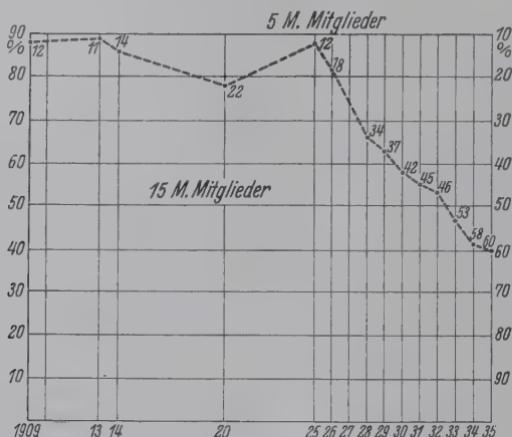
Ausgetreten sind: Prof. Dr. E. ZUGMEYER, Wien, Dr. J. A. BIERENS DE HAAN, Amsterdam, Prof. Dr. F. STELLWAAG, Neustadt a. H., Prof. Dr. K. PETER, Greifswald, Dr. P. HASE-EICHLER, Berlin, Prof. Dr. G. DUNCKER, Hamburg, Geh. Rat Prof. Dr. R. DEMOLL, München, Dr. H. ROTH, Wiesbaden, jetzt Kopenhagen, ZOOLOGISCHES INSTITUT, Göttingen.

Eingetreten sind: Dr. K. LORENZ, Altenberg b. Wien, Dr. H. W. DENZER, Berlin, Dr. H. KAHMANN, Berlin, Dr. G. GOTTSCHEWSKI, Berlin-Dahlem, Dr. E. MENNER, Halle a. S., Dr. O. SCHINDLER, München, Dr. M. RADOVANOVIC, Serajewo, Kand. H. SICK, Kiel, Ass. B. MAYER, Freiburg i. Br., Dr. GÖNNERT, Hamburg, Prof. F. G. FISCHER, Freiburg, Dr. F. DUSPIVA, Kopenhagen, Kand. L. JUNG, Kiel, MORTIMER, Berlin-Dahlem, Dr. O. PFLUGFELDER, Tübingen, Prof. Dr. M. POPOFF, Sofia, Prof. Dr. A.

KRÄMER, Stuttgart, Dr. Th. WOHLFAHRT, München, Dr. W.
KÖHLER, Zürich.

Zum Schluß muß ich auf unsere Kassenverhältnisse zu sprechen kommen. Zu unseren regelmäßigen Ausgaben sind noch 200 RM. hinzugekommen, die wir auf Bitte von Herrn Prof. LEHMANN dem Biologenverband zur Beihilfe für eine Hilfskraft zur Verfügung gestellt haben.

Unsere Kasse zeigt eine Einnahme von 5857 RM.
 und eine Ausgabe von 4124 RM.
 so daß für 1935 1733 RM.
 verfügbar blieben.



Doch die Zukunft sieht nicht ganz rosig aus. Unsere Papiere, die bisher 6–7% Zinsen brachten, geben von nächstem Jahr nur noch 4½%. Von ihnen konnte ich bisher die Kosten der Verhandlungen ganz decken; jetzt hätte ich an eine Herabsetzung der Bogenzahl denken müssen, wenn unser Verleger, die Akademische Verlagsgesellschaft, uns nicht entgegengekommen wäre und drei Bogen bezahlt, so daß wir nur 14 Bogen bezahlen und so die Verhandlungen auf 17 Bogen Umfang halten können. Ferner laufen die Mitgliedsbeiträge sehr zögernd ein trotz Mahnungen, und ich bin leider gezwungen, eine ganze Reihe Mitglieder zu streichen, die seit Jahren nicht bezahlt haben und nichts von sich hören lassen.

Schließlich dauert das Abwandern von 15-M.-Mitgliedern zu 5-M.-Mitgliedern leider noch an, zu letzteren gehören auch fast

alle neu eintretenden Mitglieder. Die beifolgende Kurve zeigt dieses Verhältnis in den 10 letzten Jahren deutlich.

Adresse an Herrn Prof. Dr. RHUMBLER.

Hochverehrter Herr Kollege!

Die Deutsche Zoologische Gesellschaft spricht Ihnen zu Ihrem 70. Geburtstag die herzlichsten Glückwünsche aus und denkt dabei mit Bewunderung an all das, was Sie in unermüdlicher Arbeit unserer Wissenschaft gegeben. Meisterhaft haben Sie die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas erforscht und letzte Probleme des Lebens einer kausalen Analyse entgegengeführt. Mit seltener Liebe haben Sie sich der Formenfülle der Foraminiferen hingegeben und sind einer der vornehmsten Kenner dieser Gruppe geworden. An eine Forsthochschule berufen, haben Sie es auch verstanden, auf ganz anderen Gebieten Bedeutsames zu schaffen. So haben Sie den Forstentomologen mit der Neubearbeitung des NÜSSLINSCHEN Lehrbuches ein unentbehrliches Rüstzeug an die Hand gegeben, und Entwicklung und Wachstum der Geweihen hat der Entwicklungsmechaniker in neuem Lichte erscheinen lassen.

Ihre Kollegen denken aber bei diesem frohen Anlaß in aufrichtiger Verehrung nicht nur des Gelehrten, sondern auch des Mannes, der noch als ein Fünfziger in Zeiten der Not freiwillig zu den Waffen geeilt und mehrfach für sein Vaterland geblutet hat.

Nimmer müde, stehen Sie auch heute noch mitten in wissenschaftlicher Arbeit. Möge Ihnen ein gnädiges Geschick erlauben, in voller Rüstigkeit all ihre Pläne zu einem reifen Ende zu führen.

Im Namen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

Ihr Sie aufrichtig verehrender
BUCHNER.

Leipzig, den 3. Juli 1934.

Hann.-Münden, 9. Juli 1934.

An den Vorstand der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Herrn Professor Dr. PAUL BUCHNER.

Hochverehrter Herr Professor!

Sie haben mir im Namen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft eine Adresse zu meinem 70. Geburtstage überreichen lassen, die in äußerst wohlwollender Weise meiner zoologischen Arbeiten und meiner selbst gedenkt. Haben Sie allerherzlichsten Dank da-

für und übermitteln Sie ihn, bitte, gelegentlich der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, an deren Jahresversammlungen teilzunehmen mir jedesmal eine wissenschaftliche anregende und erfrischende Freude war.

In aufrichtiger Ergebenheit

Ihr
L. RHUMBLER.

Die Abrechnung des Schriftführers ist von den Herren Prof. HERTER und Prof. MARCUS geprüft und richtig befunden worden. Auf Antrag des Vorsitzenden wird dem Schriftführer Entlastung erteilt.

b. »*Diplombiologe.*«

Von Herrn Prof. LEHMANN (Tübingen) ist ein Entwurf verbreitet, der für ein spezielles Studium der Biologie und eine Prüfung als Diplombiologe eintritt. Eine Stellungnahme hierzu wurde von Herrn Prof. O. KOEHLER (Königsberg) u. a. verbreitet. Die Deutsche Zoologische Gesellschaft wünscht zu dieser Frage Stellung zu nehmen. Da der ganze Fragenkomplex zu umfangreich ist, um in einer Vollsitzung besprochen zu werden, wird eine Kommission zur Beratung und Berichterstattung (am 11. Juli) gewählt. Der Kommission gehören an: Prof. LEHMANN und Prof. H. PRELL als Unterzeichner des Entwurfs, Prof. O. KOEHLER wegen seiner Stellungnahme, ferner Prof. A. KÜHN, Dr. H. W. DENZER als Reichs-Fachschaftsleiter für Biologie, und Prof. A. HASE für die Biologische Reichsanstalt.

Herr Prof. KÜHN verkündete am 11. Juli das Resultat der Beratung:

»Die Deutsche Zoologische Gesellschaft erkennt die wissenschaftlichen und berufsständischen Beweggründe an, welche zur Planung des ‚Diplombiologen‘ geführt haben. Die vorliegenden Vorschläge kann die Deutsche Zoologische Gesellschaft in dieser Form nicht als geeignet ansehen. Sie wünscht aber die Angelegenheit mit anderen zuständigen Fachverbänden weiter zu behandeln.«

Diese Fassung wurde einstimmig angenommen.

4c. *Die nächstjährige Versammlung:*

Für 1936 waren zwei Einladungen ergangen. Die nach Freiburg i. Br. überbrachte Herr Geh. Rat Prof. Dr. SPEMANN persönlich, die nach Bremen war brieflich durch Herrn Prof. Dr. HANS MEYER, Vorsitzenden des Naturwissenschaftlichen Vereins Bremen,

erfolgt. Einstimmig wurde Freiburg gewählt, trotzdem dadurch wieder der Südwesten des Reiches bevorzugt ist. Freiburg wurde gewählt, weil wohl ein jeder die herrlich gelegene Badische Universitätsstadt gern besucht, weil 1932 die vorgesehene Versammlung ausgefallen war, besonders aber, weil Herr Geh. Rat SPEMANN aus dem Amte scheidet und noch einmal die Gesellschaft in seinen Räumen begrüßen möchte. Bremen wird für das Jahr 1937 vorgesehen. Der Zeitpunkt der Versammlung wird noch bekanntgegeben.

4d. Prof. C. APSTEIN (Berlin): *Bericht über den Zoologischen Bericht.*

Im Jahre 1934 sind, wie im vorigen Bericht (S. 15) in Aussicht gestellt, nur 2½ Bände erschienen: 34, 35, 36 Heft 1–8; durch Kürzung der früher umfangreichen Referate hat es sich ermöglichen lassen, daß doch 6000 Referate bzw. Titel erschienen sind. Die Treue der Referenten und unseres Verlegers Herrn Dr. G. FISCHER, Jena, muß ich dankend erwähnen.

4e. Prof. C. APSTEIN (Berlin): *Bericht über das »Tierreich«:*

Im Juni dieses Jahres erschien die Arbeit von F. BRYK: Baronidae, Teinopalpidae, Parnassiidae pars 1 mit 8 genera, 11 species, 56 subsp. und 103 formae, seitdem ist der zweite Teil der Parnassiidae in Druck und jetzt fast abgeschlossen. Er umfaßt 45 Bogen Text mit 698 Figuren.

4f. *Vorwahl für die Wahl des Vorstandes 1936–37.*

Aus dem Vorstand scheiden mit Ende des Jahres die Herren Prof. P. BUCHNER (Leipzig) und Prof. H. JORDAN (Utrecht) aus, da sie 4 Jahre dem Vorstande angehört haben. Es verbleiben im Vorstand die Herren Prof. E. MATTHES und Prof. W. J. SCHMIDT. Neu hinzugewählt müssen der 2. und 3. stellvertretende Vorsitzende werden. Der Vorstand schlug für diese Stellen die Herren Prof. A. HASE (Berlin-Dahlem) und Prof. M. RAUTHER (Stuttgart) vor. Herr Geh. Rat Prof. Dr. HERTWIG schlug Prof. A. KÜHN (Göttingen) vor, den er auch für den Vorstand der Internationalen Zoologen-Kongresse an seiner Statt ins Auge gefaßt hat. Die Herren Geh. Rat Prof. H. SPEMANN und Prof. M. HARTMANN schlossen sich dem an, so daß für 1936–37 die Herren Prof. A. HASE und Prof. A. KÜHN vorgeschlagen sind und Herr Prof. M. RAUTHER für die nächste Wahlperiode zurückgestellt ist.

Am 11. Juli fand die Zettelwahl statt. 51 Zettel waren abgegeben, die vom Schriftführer zusammen mit dem vom Vorsitzenden bestimmten Herrn Dr. KAHMANN bearbeitet wurden. 5 Zettel waren ungültig (4 enthielten 4 Namen, 1 war unbeschrieben), 46 Zettel waren gültig. Die abgegebenen Stimmen verteilen sich folgendermaßen: Prof. A. KÜHN 37, Prof. A. HASE 34, Prof. M. RAUTHER 17, ferner je 1 Stimme Prof. B. KLATT, Geh. Rat. Prof. H. SPEMANN, Prof. J. W. HARMS und Prof. U. GERHARDT. Auf dem endgültigen Wahlschein werden diese Stimmenzahlen angegeben werden. Prof. C. APSTEIN als Schriftführer wurde durch Akklamation wiedergewählt, d. h. er wird für die endgültige Wahl vorgeschlagen werden.

4g. Antrag Apstein:

Die Referate der Vorträge können über den vorgeschriebenen Umfang hinaus gedruckt werden, wenn die Autoren bereit sind, die dadurch entstehenden Mehrkosten mit RM. 6.— pro Seite zu tragen.

Herr Prof. O. KOEHLER begrüßt den Antrag, der einstimmig angenommen wurde.

4h. Antrag GEINITZ, den Mitgliedsbetrag für Kinderreiche zu ermäßigen.

Kinderreiche, d. h. Mitglieder mit 4 oder mehr Kindern sollen einen ermäßigten Beitrag von 12,50 M., wenn sie die Verhandlungen beziehen, oder 2,50 M. ohne diese bezahlen. In gleicher Weise sollen Mitglieder mit weniger als 200 M. monatlichem Einkommen behandelt werden. Der Antrag wird angenommen.

Herr Prof. A. KÜHN regt an, daß auch die lebenslänglichen Mitglieder einen Beitrag wie die ordentlichen Mitglieder freiwillig zahlen möchten. Die Herren Prof. M. HARTMANN und Prof. W. J. SCHMIDT, beide lebenslängliche Mitglieder, befürworten diese Anregung.

(Bemerkung des Schriftführers: Die Beitragszahlung in der in Abschnitt 1 angegebenen Weise kann erst für das Jahr 1936ff. gelten, da sonst alle bisher für das Jahr 1935 eingezahlten Beiträge nachgeprüft werden müßten.)

Referate und Vorträge.

5. Herr Dr. W. LUDWIG (Halle a. S.):

Über genetische Unterschiede zwischen stab- und V-förmigen Chromosomen beim Genus *Drosophila*.

(Mit 4 Abbildungen.)

Die Chromosomen der *Drosophila*-Arten haben Stab-, V- oder Kugel- bis Eiform, doch stellt die dritte Sorte wahrscheinlich nur stabförmige Chromosomen sehr geringer Länge dar. Den Ansatzpunkt der Spindelfaser hat man zunächst genetisch erschlossen und erst später mit Sicherheit auch cytologisch festgestellt.

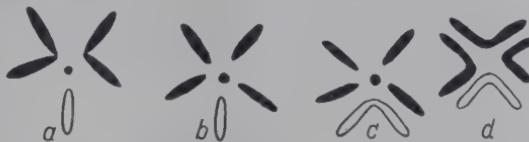


Abb. 1. Chromosomengarnituren von *Drosophila*-Arten. a *melanogaster*, b *virilis*, c *repleta* und *hydei*, d *ananassa*.

Er liegt beim X-Chromosom von *D. melanogaster* jenseits von bobbed, auf Grund cytologischer Daten jedoch nicht genau terminal, sondern etwas vom proximalen Chromosomenende entfernt (PROKOFIEWA). Für die stabförmigen X-Chromosomen von *D. simulans* und *D. virilis* hat man genetisch gleichfalls endständige Spindelfaseranheftung erschlossen (STURTEVANT; DEMEREC und LEBEDEFF). Beim II. und III. Chromosom von *melanogaster* aber liegt der Ansatzpunkt ungefähr am Scheitel des durch die beiden Schenkel gebildeten V. Diese Tatsache, sowie ein Vergleich der Chromosomengarnituren verschiedener Species, etwa von *melanogaster* und *virilis*, verleiten leicht zu der Vermutung, daß die V-förmigen Chromosomen des *melanogaster*-Typs durch Verklebung zweier ursprünglich stabförmiger Chromosomen entstanden seien (Abb. 1). Die Hoffnung, auf solche Weise bei allen *D.*-Arten gleichviel ursprünglicher Chromosomenelemente zu erhalten, bewahrheitet sich indessen nicht. Man erhielt z. B. (Abb. 1) für

melanogaster 5, für *hydei* und *repleta* 6, für *ananassae* 8 stabförmige Elemente, falls man die punktförmigen Chromosomen¹ vernachlässigt; unter Einrechnung derselben 6 bzw. 7 bzw. 8 pro Garnitur. Allerdings steht für manche *D.*-Arten wohl noch nicht fest, ob alle in ihrer Form V-ähnlichen Chromosomen so streng zweiteilig sind wie diejenigen von *melanogaster*; es könnte ja auch stabförmige Chromosomen geben, die etwas winkelig gebogen sind, und schließlich wäre auch die Zusammensetzung der Chromosomen aus Eu- und Heterochromatin (HEITZ, PROKOFIEWA) in Betracht

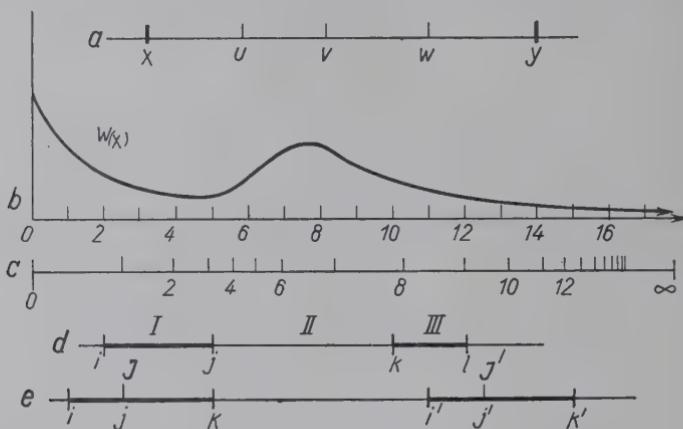


Abb. 2.

zu ziehen. Indessen ist der Kern des Problems gar nicht morphologischer, sondern genetischer Art. Wir haben zu fragen: Stellt ein stabförmiges Chromosom eine genetische Einheit dar und erweisen sich echte V-förmige Chromosomen aus zwei solcher Einheiten zusammengesetzt? Vor Beantwortung dieser Frage müssen einige elementare Begriffe der Genetik einer Revision unterzogen werden, da sie teilweise bis in die neueste Zeit mit folgenschweren Unklarheiten behaftet geblieben sind.

Betrachtet man zwei miteinander gekoppelte (autosomale) Gene x und y , so kann aus der Rückkreuzung $\frac{XY}{xy} \cdot \frac{xy}{xy}$ die Austauschhäufigkeit, d. h. der Crossoverwert f_{xy} abgelesen werden. Schaltet man aber zwischen x und y drei Zwischengene $u v w$ ein (Abb. 2a), bestimmt die konsekutiven f -Werte $f_{xu} f_{uv} f_{vw} f_{wy}$ und

¹ Sie sind vielleicht Fragmente eines anderen Paares, vielleicht wegen ihrer Kleinheit hier und da auch übersehen worden.

bildet deren Summe S , so ist diese größer als der Austauschwert f_{xy} , und sofern man sich diese Unterteilung ad infinitum verfeinert denkt, geht S in einen Grenzwert, in die Map-distance b_{xy} über, welche also gleichfalls größer als f_{xy} ist. Weil die Unterteilung in Intervalle nicht beliebig fein gemacht werden kann, ist diese Map-distance auf experimentellem Wege jedoch nur approximativ, praktisch allerdings meist mit hinreichender Genauigkeit bestimmbar. Denken wir uns nun ein materielles Chromosom und aus ihm 16 äquidistante Gene herausgegriffen (Abb. 2b). Die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Crossing-over braucht nun nicht an allen Stellen die gleiche zu sein, sie möge variieren wie $w(x)$ in Abb. 2b, in der die Abszissen (x) die Genkoordinaten auf dem materiellen Chromosom bedeuten. Auf der zugehörigen genetischen Karte (Abb. 2c) werden dann an den Stellen hoher Bruchwahrscheinlichkeit die Gene weit auseinanderliegen, an den Stellen geringer Bruchwahrscheinlichkeit dicht gedrängt. Die Koordinaten des gleichen Gens in den beiden Karten werden daher meist verschieden sein. Entspreche dem Gen i in der cytologischen Karte (Abb. 2b) die Koordinate x_i , in der genetischen (Abb. 2c) die Koordinate B_i , so besteht zwischen beiden Größen die Beziehung

$$\frac{dB}{dx} = w(x). \quad (1)$$

In der genetischen Karte sind die Gene also so geordnet, als ob die Bruchwahrscheinlichkeit längs der ganzen Karte konstant wäre. Falls die Bruchwahrscheinlichkeit gegen das eine Chromosomenende zu gegen O konvergiert, die w -Kurve sich also der x -Achse asymptotisch anschmiegt (Abb. 2b), wird sogar für ein ∞ -langes Chromosom die zugehörige genetische Karte endlich lang werden, und wenn man ein solches Chromosom am 100., 1000. oder millionsten Locus abbricht, werden die zugehörigen genetischen Karten in der Länge kaum wesentlich differieren. — Betrachtet man weiter die beiden Chromosomenintervalle ij und kl^2 (Abb. 2d) und sei der Crossoverwert² für das erste Intervall gleich f_{ij} , für das zweite gleich f_{kl} , so ist mit der Wahrscheinlichkeit $f_{ij} \cdot f_{kl}$ zu erwarten, daß sich innerhalb desselben Chromosoms sowohl in ij wie in kl ein Bruch ereignet, falls beide Intervalle sich nicht irgendwie beeinflussen. Dividiert man die empirische

² Beide Intervalle können auch benachbart sein, so daß $j = k$ wird.

³ Also die Wahrscheinlichkeit für ein Crossingover.

Doppelbruchhäufigkeit r durch den eben abgeleiteten theoretischen Wert, so zeigt der (Koinzidenz genannte) Quotient

$$C(ij, kl) = r : (f_{ij} \cdot f_{kl}) \quad (2)$$

an, ob in Wirklichkeit Doppelbrüche seltener ($C < 1$), gleichhäufig ($C = 1$) oder häufiger ($C > 1$) sind als bei Unabhängigkeit der Intervalle voneinander. Dabei hat man unter r alle zwei- oder mehrfachen Brüche zu zählen, bei denen sich (Abb. 2d) je innerhalb I und III ein Bruch ereignet hat, gleichgültig was in II, was links von I oder rechts von III geschieht. Diese so ermittelte totale Koinzidenz ist ein grundsätzlich exakter, nur von der zufälligen Fehlerbreite überlagerter Wert, er ist sogar unabhängig davon, welche Genkoordinaten man der Berechnung zugrunde legt. Keineswegs exakt aber (LUDWIG c) ist die sogenannte partielle Koinzidenz, welche, »Koinzidenz« schlechthin genannt in der genetischen Literatur⁴, allein üblich ist. Bei ihr stehen im Zähler von (2) nur solche Doppelbrüche des Intervallpaars $ij-kl$, bei denen das Zwischenintervall II bruchfrei bleibt. Diese C -Werte sind also meist kleiner als die entsprechenden der totalen Koinzidenz, und bei Unabhängigkeit der Intervalle I und III ergibt sich infolge der falschen Zählvorschrift nicht der durch die ursprüngliche Definition geforderte Wert 1, sondern meist eine kleinere Zahl. Überdies sind die partiellen C -Werte von der weiteren Unterteilung des Intervalls II in hohem Maße abhängig. Wir sprechen im folgenden nurmehr von der totalen Koinzidenz. Bei benachbarten Intervallen ist in der Regel $C < 1$, Doppelbrüche sind weitaus seltener als zu erwarten (»Ein Bruch verhindert in einer gewissen Umgebung weitere Brüche«). Die für den »Ausfall« dieser Brüche verantwortliche Ursache hat man Interferenz genannt, doch sei sogleich darauf hingewiesen, daß es sich bei diesem Worte um keinen so exakten Terminus handelt wie bei »Koinzidenz« und »Crossoverwert«. Entsprechendes gilt für die »Stärke der Interferenz«: Das Defizit an Doppel- und mehrfachen Brüchen kann innerhalb eines Chromosoms regional verschieden groß sein, aber die von den Autoren (ANDERSON, HALLDANE, BENTFELDT, SCHWEITZER) aufgestellten Maße für die Stärke der Interferenz sind alle willkürlicher und approximativ Natur; denn für ein exaktes Maß wäre die Kenntnis, durch welchen Mechanismus der Ausfall von Brüchen zustande kommt, Voraussetzung, hiervon aber sind wir noch weit entfernt. Immerhin kann

⁴ Seit WEINSTEIN (1918), später durch BRIDGES (1929) befürwortet.

folgendes gesagt werden: Sind ijk und $i'j'k'$ zwei kongruente⁵ Gentripel innerhalb des gleichen Chromosoms und ist (Abb. 2e) $C(ij, jk) < C(i'j', j'k')$, so ist die Interferenz bei J wirklich (real) stärker als bei J' . Stellt aber die Abb. 2e eine genetische Karte dar, so daß über die reale Größe der Intervalle J und J' nichts bekannt ist, und ist wiederum $C(ij, jk) < C(i'j', j'k')$, so sind Schlüsse auf einen realen Interferenzunterschied nicht zulässig. Wir wollen in diesem Falle sagen, die Interferenz sei bei J »bedingt« stärker als bei J' ⁶.

Es gelang mir festzustellen, daß die Gene einer Koppelungsgruppe (eines Chromosoms) auf einem ebenen Kurvenbogen so

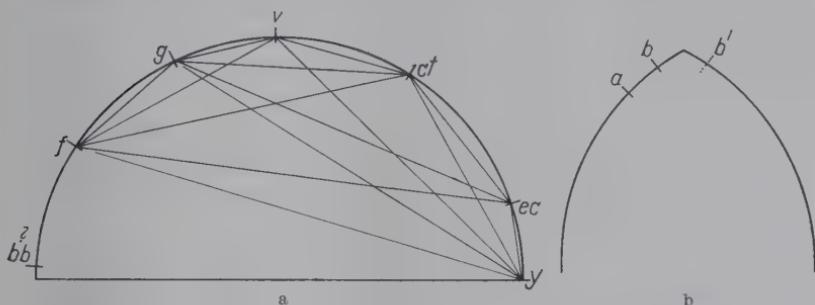


Abb. 3a. a halbkreisförmige Genkurve des X-Chromosoms von melanogaster. Der Übersichtlichkeit halber sind nur sechs Gene eingezeichnet. Die Abweichungen der Crossover-Werte $y-f$ und $y-g$ von der exakt halbkreisförmigen Genkurve sind ersichtlich.

Abb. 3b. Genkurve des II. oder III. Chromosoms von *D. melanogaster*.

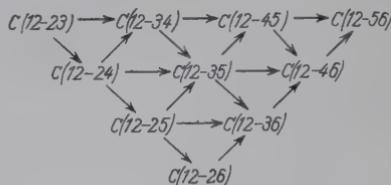
anordnenbar sind, daß der geradlinige Abstand zweier beliebiger Gene gleich ihrem Crossoverwert ist (Abb. 3a). Diese Genkurve hat für die Region yellow-forked⁷ des X-Chromosoms von *D. melanogaster* (mindestens stark angenähert) die Gestalt eines Kreisbogens vom Radius $\frac{1}{4}$. Biegt man diesen Bogen, ohne die Lage der Gene zu verändern, gerade, so erhält man die übliche genetische Karte. Die Genkurve hat also den Vorzug, daß die Crossoverwerte sowie die bedingte Stärke der Interferenz aus ihr abgelesen werden können. Denn diese geht der Krümmung der Genkurve umgekehrt parallel. — Aus der Genkurve ist (auf mathematischem Wege) ablesbar, daß Doppelbrüche an den beliebigen Stellen i und j um so häufiger sind, je weiter die beiden Loci auf der genetischen Karte auseinander liegen. Hieraus folgt, daß, wenn

⁵ D. h. $ij = i'j'$, $jk = j'k'$.

⁶ D. h. nur bei genetischen Koordinaten.

⁷ Über den kleinen Rest forked-bobbed (10 Einheiten) liegen fast keine Versuchswerte vor.

1–6 sechs beliebige hintereinanderliegende Gene bedeuten, die zu-gehörigen Koinzidenzwerte folgenden Beziehungen genügen müssen:



(worin die Pfeile die Richtung steigender Koinzidenzwerte bedeuten) bzw. die ganz entsprechenden Beziehungen, falls man das »Grundintervall« (hier 12) durch ein beliebiges anderes (z. B. 45 oder 24) ersetzt, wobei man im Falle 56 rückwärts (65–54, 65–53 usw.), bei einem mittleren Intervall teils vor-, teils rückwärts schreiten muß.

Auf Grund der vorerwähnten Annahme, daß die Doppelbruchhäufigkeit w_{ij} der Map-distance b_{ij} proportional ist, und auf Grund der weiteren Annahme⁸, daß nur jedes zweite Crossing-over beobachtbar ist, gelingt es, ohne weitere Voraussetzungen die Genkurve theoretisch abzuleiten (LUDWIG 1935). Sehr genaue Untersuchungen zeigen ferner, daß die Genkurve des X-Chromosoms von der Halbkreisform schwach abweicht: ihre Krümmung nimmt vom freien Ende gegen forked schwach zu, was ein bedingtes und⁹ auch ein reales Ansteigen der Interferenz in dieser Richtung bedeutet; und der Koinzidenzwert zwischen einem distalen Intervall¹⁰ (z. B. $y-ec$) und einem proximalen (um forked) übersteigt in allen Versuchen der Wert 1. Von den verschiedenen im X-Chromosom auftretenden zwei- und mehrfachen Brüchen häufen sich also gewissermaßen die proximalen Teilbrüche in der Gegend von forked in unerwartetem Maße. Dies, ferner die Existenz der Interferenz und deren Absinken proximalwärts ergibt eine Situation, die durch folgende Arbeitshypothese erklärt werden kann:

1. Die Brüche legen sich in der Richtung freies Ende → Spindelfaser an; das Intervall zwischen zwei Brüchen ist für weitere Brüche also endgültig gesperrt;
2. ein zweiter Bruch innerhalb eines Chromosoms, welcher also nur proximal des ersten entstehen kann, wird von derjenigen Stelle, an der er sich anlegen würde, im Durchschnitt um ein um so größeres Stück proximalwärts verschoben, je näher am ersten Brüche er sich anlegen würde.

(2) bedingt das

⁸ Hierüber vgl. LUDWIG (1935), §§ 5, 6.

⁹ Auf Grund weiterer Feststellungen (LUDWIG c).

¹⁰ Proximal = nahe der Spindelfaser; distal = nahe dem freien Ende.

Ansteigen der Interferenz; zugunsten von (1) ließen sich etliche Indizien anführen.

Der Bereich $y-f$ des X -Chromosoms, dem eine knickfreie Genkurve entspricht, stellt also eine genetische Einheit dar, welche wir als einteilige Koppelungsgruppe bezeichnen. Vieles deutet ferner darauf hin (LUDWIG c), daß eine solche Koppelungsgruppe nicht länger als 60–70 ME¹¹ werden kann. Ihr materielles Substrat ist nach den bisherigen Kenntnissen stets ein stabförmiges Chromosomenstück.

Wir fragen weiter: Welches genetische Bild würde sich ergeben, wenn man zwei solcher Chromosomenstücke derart miteinander verklebte, daß sie, von der Verklebung abgesehen, genetisch selbständige bleiben, d. h. daß ein Bruch im einen Schenkel die Bruchentstehung im anderen nicht beeinflußt? Die Voraussagen würden lauten: 1. Jeder Schenkel (allein betrachtet) ergibt das genetische Bild einer einteiligen Koppelungsgruppe; 2. alle C -Werte zwischen einem Schenkel des linken und einem des rechten Schenkels sind gleich 1; 3. während der C -Wert zwischen benachbarten Intervallen im allgemeinen sehr niedrig ist, liegt er, falls eines den Verklebungspunkt umschließt, knapp unter 1. Die Länge der gesamten Genkurve dürfte ferner nicht mehr als 120–140 ME betragen und schließlich wären noch eine Reihe sekundärer Gesetzmäßigkeiten zu erwarten. Durchprüft man ein großes Material nach verschiedenen Methoden¹², so findet man alle Voraussagen bestätigt, mit einer systematischen Abweichung. Als Beispiel diene Abb. 4b. Man erkennt: 1. Die C -Werte zwischen Intervallen eines Schenkels liegen erwartungsgemäß meist unter 1, nur für weit entfernte Intervalle erreichen (oder überschreiten) sie diesen Wert, entsprechend den Befunden an einteiligen Koppelungsgruppen (Abb. 4a); 2. alle C -Werte zwischen Intervallen verschiedener Schenkel gruppieren sich dicht um 1; 3. hingegen finden sich unter der dritten Kategorie der C -Werte, also unter jenen zwischen einem den Verklebungspunkt enthaltenden und einem anderen Intervall entgegen der Erwartung gewisse C -Werte, die größer als 1 sind. Bei fast allen diesen exzessiven Werten handelt es sich um solche zwischen einem kleinen, den Verklebungspunkt enthaltenden, und einem anderen kleinen Intervall (Abb. 4b),

¹¹ 1 ME = 1% Crossover.

¹² Eigene Untersuchungen sowie solche meines Mitarbeiters Herrn E. J. SCHMIDT. Die experimentellen Untersuchungen mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

und zwar erreicht C sein Maximum, wenn die beiden Intervalle benachbart sind, also beide in der Zentralregion liegen. Wir hätten also quasi den Befund, daß ein nahe dem Verklebungspunkt auftretender Bruch im anderen Schenkel das Entstehen eines Bruches in der gleichen Gegend begünstigt (negative Interferenz).

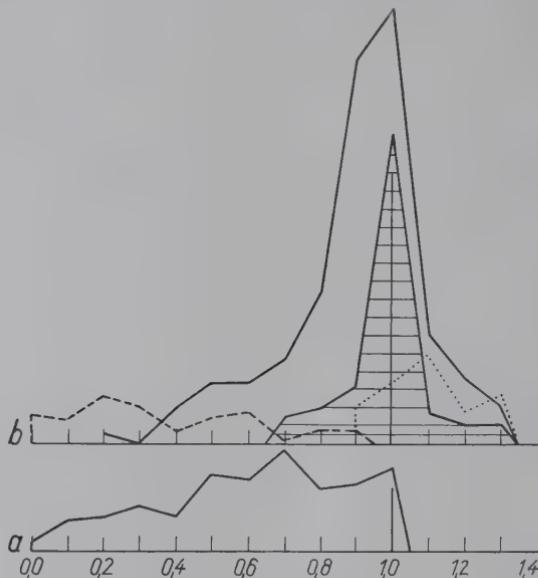


Abb. 4a. Die Koinzidenz beim X -Chromosom von *D. melanogaster* (70 C -Werte eines Versuchs von BRIDGES und OLEARYCHT).

Abb. 4b. Die Koinzidenz beim III. Chromosom von *D. melanogaster*. (260 Werte C_{AB} dreier Versuche [GOWEN, BRIDGES, BEADLE] kombiniert). Gestrichelte Linie = die Intervalle A und B auf dem gleichen Schenkel; volle Linie (waagrecht schraffiert) = A und B ganz auf verschiedenen Schenkeln; ganze Linie (unschraffiert) = ein Intervall umgreift den Verklebungspunkt. Jene C -Werte zwischen dem zentralsten (den Verklebungspunkt enthaltenden) und einem anderen Intervall sind in der punktierten Kurve nochmals zusammengefaßt.

Um diese auffallende Tatsache zu erklären, brauchen wir unsere Arbeitshypothese nur um ein Geringes zu erweitern, indem wir fordern: In jedem Schenkel legen sich die Brüche wie in einer einheitlichen Koppelungsgruppe an; doch kann, wenn sich z. B. nach dem Bruche a (Abb. 3b) bei b ein weiterer Bruch anlegen würde, dieser ein Stück in den anderen Schenkel (nach b') hineinverschoben werden. Sogleich erklärt sich die Anomalie der C -Werte sowie die \wedge -förmige Gestalt der zweiteiligen Genkurven; es ergeben sich weiter eine Reihe von Folgerungen, die sich teils bis in Einzelheiten bestätigt fanden¹³, teils noch nicht untersucht werden konnten.

¹³ Z. B. bez. des Koinzidenz-Schemas auf S. 28.

Morphologisch zweiteilige Chromosomen sind also auch genetisch zweiteilig, der genetische Grenzpunkt liegt mindestens nahe dem Ansatz der Spindelfaser. Nach dem oben Gesagten aber müßte jedes Chromosom, dessen genetische Karte länger als 70 ME ist, genetisch zweiteilig sein, jedes müßte einen »Verklebungspunkt« beinhalten. Soweit ausreichendes Material vorliegt, bestätigt sich dies in der Tat: auch das X-Chromosom von *virilis* besitzt einen¹⁴ Verklebungspunkt, trotz seiner Stabform und trotz terminalem Spindelfaseransatzes. Ebenso ist zu vermuten, daß auch das X-Chromosom von *melanogaster* zweiteilig ist, mit einem normalen und einem weitgehend genleeren Schenkel, wobei der Verklebungspunkt nahe forked liegen müßte. Doch werden zwischen zweiteiligen Chromosomen zentralen bzw. terminalen Spindelfaseransatzes genetische Unterschiede sekundärer Art zu erwarten sein.

Bei der Gattung *Drosophila* besteht also jedes Chromosom aus einer oder mehreren stabförmigen Einheiten, deren jedem genetisch eine einteilige Koppelungsgruppe entspricht; wir nennen die Chromosomen in diesem Sinne genetisch ein- oder mehrteilig. Die V-förmigen Chromosomen von *D. melanogaster* sind genetisch zweiteilig; morphologisch stabförmige Chromosomen aber können, auch bei terminalen Spindelfaseransatz, ein- oder mehrteilig sein. Ob allen *D.*-Arten gleichviel einteilige Koppelungsgruppen zu kommen, ist vorerst noch nicht entscheidbar.

Diskussion: Prof. KOEHLER.

Literatur.

LUDWIG, W., Z. f. ind. Abst. u. Vererbtheorie **67** (1934); ebda. **69** (1935); Verh. D. Ges. Vererbungswiss. 1935 (c).

6. Herr Prof. K. HERTER (Berlin):

Die Höhe des thermotaktischen Optimum als Art- und Rassenmerkmal bei Nagetieren.

(Mit 2 Abbildungen und 3 Tabellen.)

Unter dem thermotaktischen Optimum eines Tieres versteht man die Temperaturzone, in der das Tier in einem genügend großen Temperaturgefälle zur Ruhe kommt. Es ist also die Temperatur, die vor allen übrigen zur Verfügung stehenden bevorzugt wird, weswegen manche Autoren dieses Optimum auch als

¹⁴ Genauer: mindestens einen, wahrscheinlich aber nur einen.

»Vorzugstemperatur« bezeichnen. Wir müssen annehmen, daß das Tier dieses Temperaturgebiet als »das angenehmste empfindet.«

Über das thermotaktische Optimum bei Wirbellosen — besonders bei Insekten — ist in letzter Zeit viel gearbeitet worden, während über Wirbeltiere kaum Untersuchungen auf diesem Gebiete vorliegen. Ich habe daher seit einiger Zeit fortlaufend Optimumbestimmungen an Kleinsäugern ausgeführt. Über einen Teil der Ergebnisse dieser Untersuchungen mit Mäusen und Fledermäusen habe ich schon berichtet¹. Inzwischen wurden weitere Nagetierarten und -rassen von mir untersucht. Die Feststellung des Optimum erfolgte mittels der »verbesserten Temperaturorgel«, wie ich es vor kurzem beschrieben habe¹. In Abb. 1 ist ein Moment aus einem Versuch mit einer grauen Hausmaus und einer japanischen Tanzmaus dargestellt, in dem beide Tiere gut in ihrer optimalen Temperaturzone lagen. Die Mäuse sind durch eine Glasscheibe voneinander getrennt. Als Vergleichswerte benutzte ich die Bodentemperaturen an den Körpermitten der ruhenden Tiere, die in der auf Abb. 1 dargestellten Weise zeichnerisch ermittelt wurden. Daß es wirklich die Bodentemperaturen sind, nach denen sich die Tiere richten, geht schon aus der Lage der Mäuse (Anschmiegen der Bauchseite an den Boden) hervor, und ist auch zu »beweisen«, wie ich in der ausführlichen Arbeit zeigen werde. Ein »Versuch« besteht aus mindestens 50 Einzelablesungen in Abständen von einer bis mehreren Minuten, aus denen die variationsstatistischen Mittelwerte berechnet werden. Es wurden bisher mit 164 Individuen von 16 Nagetierarten oder -rassen etwa 330 Versuche gemacht. Im ganzen sind also etwa 16500 Einzelablesungen ausgewertet worden. Alle Versuche wurden im diffusen Tageslicht ausgeführt.

Für jede Art oder Rasse ergibt sich eine typische Höhe des thermotaktischen Optimum, die in weiten Grenzen konstant ist. Sie verändert sich nicht mit der Dauer der Gefangenschaft und ist bei Wildfängen und in Gefangenschaft geborenen Tieren (bei der Hausmaus und Feldwaldmaus) gleich. Die beiden Geschlechter haben die gleiche Optimumhöhe, nur bei trächtigen Weibchen (der weißen Maus) ist sie vielleicht ein wenig nach oben verschoben. Jahreszeitliche Einflüsse sind nicht feststellbar. Die Fellfarbe spielt keine Rolle, wenigstens ergaben schwarze und schwarz-weiße Tanzmäuse sowie verschiedenfarbige Kreuzungen

¹ Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insekten und Säugetiere. Biol. Zbl. 54, H. 9/10, 1934.

gleicher Kombination zwischen weißer und grauer Hausmaus untereinander gleiche Werte (s. Tab. 3, W. WG.). Domestizierte Mäuse (weiße Maus und Tanzmaus) aus verschiedenen Zuchten

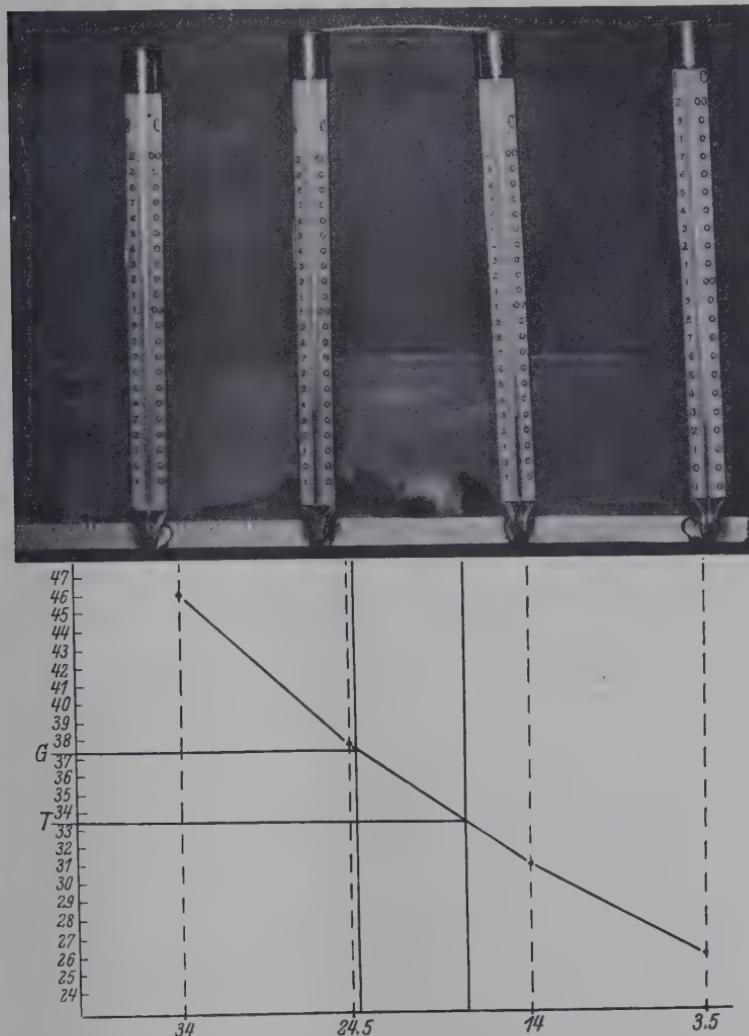


Abb. 1. Eine graue Hausmaus (links) und eine japanische Tanzmaus (rechts) in ihren optimalen Temperaturbereichen in der Temperaturorgel ruhend. Unten: graphische Ermittlung der Bodentemperaturen in den Körpermittnen der Mäuse. Auf der Abszisse die Thermometerorte der Schieneneinteilung (gestrichelte senkrechte Linien). Ordinate: Temperaturen in $^{\circ}\text{C}$. Die von links nach rechts abfallende ausgezogene Linie stellt das Gefälle der Bodentemperaturen dar. Die Schnittpunkte dieser Linie mit den Projektionen der Körpermittnen der Mäuse (ausgezogene senkrechte Linien) zeigen auf der Ordinate die Bodentemperaturen an den Körpermittnen der Tiere an (G für die graue Maus, T für die Tanzmaus). Die graue Maus erscheint undeutlich, da sie durch zwei Glasscheiben hindurch photographiert ist.

Tabelle 1.

Tierart	Fundort	Anzahl der Tiere	Anzahl der Vers.	$M = +^{\circ}\text{C}$
Hamster <i>Cricet. cricet.</i>	Köln	2	2	29,31
	Dresden	1	1	29,62
Ährenmaus <i>M. epicleg.</i>	Fürstenwalde	1	1	35,20
	Greifswald. Oie	2	2	35,84
	Lyck (Ostpr.)	5	5	35,32
Zwergmaus <i>M. minutus</i>	Wesermünde	1	1	36,75
	Sylt	3	3	37,32
Brandmaus <i>A. agrarius</i>	Berlin	4	4	36,30
	Reichenberg (Böh.)	2	5	36,01
Feldwaldmaus <i>A. sylvaticus</i>	Zossen	1	1	34,66
	Lüneburger Heide	1	1	34,62
	Essen	2	2	34,84
	Langeoog	2	2	34,53
Rötelfmaus <i>E. glareolus</i>	Zossen	1	2	32,23
	Angerburg	3	3	32,49

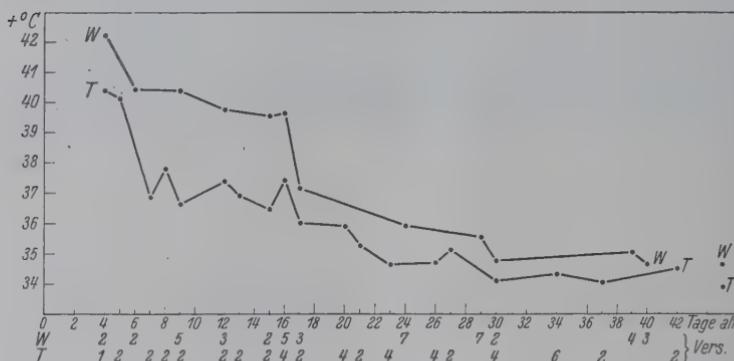


Abb. 2. Die Veränderung der Höhe des thermotaktischen Optimum der Jungtiere von weißer Maus (W) und Tanzmaus (T). Abszisse: Alter in Tagen. Ordinate: Optimumhöhe in $+^{\circ}\text{C}$. Unten: Anzahl der Versuche zu je mindestens 50 Einzelablesungen. Ganz rechts: W und T Optimumhöhen der erwachsenen Mäuse.

verhielten sich gleich. Besonders wichtig ist, daß Wildfänge von Nagetieren von geographisch weit auseinanderliegenden Fundorten, die wohl z. T. auch klimatisch recht verschieden sind, dieselben Optimumhöhen haben (Tab. 1). Schon hieraus geht hervor, daß die Höhe des thermotaktischen Optimum ein Art- oder Rassenmerkmal ist.

Das bisher Gesagte gilt nur für die »erwachsenen« Tiere. Bei jungen weißen Mäusen und Tanzmäusen liegt das Optimum viel höher (Abb. 2). Mit zunehmendem Alter sinkt es, bis es zwischen

dem 30. und 40. Lebenstage etwa die arteigentümliche Höhe erreicht hat.

Die Optima für die erwachsenen Tiere der untersuchten Arten und Unterarten sind in Tab. 2 zusammengestellt². Man sieht, daß ihre Höhen Beziehungen zu drei Faktoren zeigen. Einmal spielt die Zugehörigkeit zu einer größeren systematischen Einheit eine Rolle. So haben die Schläfer verhältnismäßig hohe Optimumwerte. Sie sind eine ziemlich »wärmeliebende« Gruppe, die nicht sehr weit nach Norden verbreitet ist. Im Gegensatz dazu erstrecken sich die Areale der Wühlmäuse z. T. sehr weit nach

Tabelle- 2

Tierart	Ungefährre Nord-Grenze	Haupt-Biotop	Kp-Länge mm	M=+°C
Gartenschläfer <i>Eliomys querc.</i>	Mecklenbg., Baltikum	Laubwald	120	39,02
Siebenschläfer <i>Glis glis</i>	Meckl., Pomm. Livland	Laubwald	180	36,28
Zwergmaus <i>Microm. minutus</i>	Dänemark, Sibirien	Feld, Rohr, Scheunen	65	37,10
Brandmaus <i>Apodem. agrarius</i>	N.-Holstein	Feld, Gebüsch, Scheunen	115	36,14
Ährenmaus <i>Mus spicilegus</i>	Estland ?	Feld, Gebäude	90	35,44
Feldwaldmaus <i>Apod. sylvaticus</i>	Irland, Schweden, Norwegen	Feld in Erd-bauen	95	34,64
Waldwaldmaus <i>Apod. flavicoll.</i>	Schweden, Finnland	Wald, Parks, Häuser	110	33,76 ?
Feldmaus <i>Microt. arvalis</i>	N.-Rußland	Steppe, Scheunen	116	35,10
Rötelmaus <i>Eotom. glareol.</i>	Gr. Brit.-Sibirien	Wald, Gärten	111	32,40
Wasserratte <i>Arvic. scherman</i>	Halbinsel Kola	Gärten usw., Wasser	171	28,15
Hamster <i>Cricetus cricet.</i>	Hann., Sachs., Pomm., Schles.	„Getreide-boden“	260	29,47
Hausmaus <i>Mus musculus</i>	weltweit	Gebäude, selt. im Freien	90	37,30
Weiß Maus <i>M. musc. albino</i>		Labor.	90	34,65
Tanzmaus <i>M. wagneri rotans</i>		Labor.	<90	33,90
Wanderratte <i>Epimys norvegic.</i>	weltweit	Gebäude u. im Freien	250	34,98
Weiß Ratte <i>E. norv. albino</i>		Labor.	250	33,12

² Die fast nur in menschlichen Behausungen lebenden Formen und ihre domestizierten Abkömmlinge sind in den 5 untersten Reihen der Tabelle gesondert aufgeführt.

Norden, auch steigen manche von ihnen in den Gebirgen zu sehr beträchtlichen Höhen empor. Es sind recht »kälteharte« Tiere. Sie haben relativ niedrige Optimumswerte. Zwischen den Schläfern und den Wühlmäusen stehen sowohl in bezug auf das Vordringen nach Norden als auch auf die Höhen der Optima die echten Mäuse. Eine Sonderstellung nimmt der Hamster ein, der ein recht niedriges Optimum hat. Der zweite Faktor, der Beziehungen zu der Höhe des Optimum erkennen läßt, ist das Biotop, in dem das betreffende Tier vorkommt. Im allgemeinen haben innerhalb der systematischen Gruppen die Tiere, die in einem »warmen« Biotop leben, höhere Optimumswerte als die aus einem »kalten«. So haben unter den echten Mäusen die Zwerg- und die Brandmaus, die Felder und Gebüsche bewohnen, höhere Werte als die Waldmäuse, die entweder ein ziemlich unterirdisches Leben in Erdlöchern führen oder den kühlen Wald bevorzugen. Von den Wühlmäusen hat die auf der warmen Steppe lebende Feldmaus das höchste, die im feuchten Boden wühlende Wasserratte, die auch im oder am Wasser lebt, das niedrigste Optimum. Eigenartig ist, daß unter den vorwiegend in menschlichen Behausungen lebenden Arten — Hausmaus und Wanderratte — die ganz domestizierten Laboratoriumstiere (weiße Maus und weiße Ratte) niedrigere Optimumswerte haben als die Wildformen. Dies liegt vielleicht daran, daß die domestizierten Rassen seit vielen Generationen in verhältnismäßig sehr gleichmäßigen Temperaturbedingungen leben und den jahreszeitlichen und sonstigen Temperaturschwankungen weitgehend entzogen sind; in ihrem Biotop — dem Laboratorium — dürften nur sehr selten Bodentemperaturen von der für sie optimalen Höhe ($+ 33\text{--}34\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$) vorkommen, während die Wildformen sich in ihren Lebensräumen auch höhere Temperaturen (z. B. in Backstuben, Heizungen usw.) »aus suchen« können. Schließlich scheint noch die Körpergröße gewisse Beziehungen zu der Höhe des Optimum zu haben. Kleine Arten bevorzugen im allgemeinen höhere Wärmegrade als große. So liegt das Optimum der Zwergmaus höher als das der in ähnlichen Biotopen lebenden verwandten Brandmaus und die graue Hausmaus zeigt viel höheren Wert als die Wanderratte. Vielleicht hängt es auch hiermit zusammen, daß das größte untersuchte Nagetier, der Hamster, einen so sehr niedrigen Optimumwert hat.

Im einzelnen wäre über die hier angedeuteten Beziehungen zwischen der Höhe des thermotaktischen Optimum und den

systematischen, geographischen, ökologischen und physiologischen Faktoren noch manches zu sagen. Der Raum verbietet aber ein weiteres Eingehen auf diese Dinge, die in der ausführlichen Arbeit weiter besprochen werden sollen.

Da die Höhe des thermotaktischen Optimum ein Art- oder Rassenmerkmal ist, muß sie in irgendeiner Weise von den Eltern auf die Nachkommen übertragen werden. Es ist nun ein sehr günstiger Umstand, daß das Optimum der grauen Hausmaus (G) mit im Mittel + 37,3° C beträchtlich höher ist als das der weißen Maus (W) mit + 34,6 und der japanischen Tanzmaus (T) mit + 33,9° C, da diese Mäuse leicht miteinander zu kreuzen sind.

Kreuzt man weiße Weibchen mit grauen Männchen, so haben die erwachsenen Jungen (WG) das Optimum der weißen Maus (s. Tab. 3). Daß es sich dabei nicht um eine cytoplasmatische Weitergabe der Optimumhöhe handelt, zeigen die reziproken Bastarde (GW), die dieselben Werte ergeben. Die F_1 -Bastarde haben also die Optimumhöhe der weißen Maus, woraus sich schließen läßt, daß diese ein mendelndes Merkmal ist, das über die Optimumhöhe der grauen Maus dominiert. Wenn dies so ist, muß die Rückkreuzung der F_1 -Bastarde mit weißen Mäusen (W · WG) wieder Mäuse mit dem Optimum der Albinomaus ergeben. Daß dies auch der Fall ist, und zwar unabhängig von der Fellfärbung, die in dieser Kombination aufspaltet, zeigt die Tabelle 3. Die Jungen der Rückkreuzung F_1 -Bastard \times graue Maus (WG · G) müßten zur Hälfte das Optimum der weißen und zur Hälfte das der grauen haben. Leider habe ich bisher erst drei Tiere dieser Kreuzung untersuchen können, die alle das niedrige Optimum der weißen Maus hatten. Ob die Untersuchung einer größeren Anzahl von Bastarden dieser Rückkreuzung das theoretisch zu erwartende Verhältnis 1:1 ergibt, wird die Zukunft lehren. Bei den F_2 -Bastarden zwischen weiß und grau (WG · WG) ist zu erwarten, daß $1/4$ das höhere Optimum der grauen und $3/4$ das niedrigere der weißen Maus hat. Von den bis jetzt untersuchten 8 Mäusen hatten 3 das höhere und 5 das niedrigere Optimum, d. h. statt des theoretischen Verhältnisses 2:6 ergab sich empirisch 3:5, also in Anbetracht der geringen Versuchszahl recht gute Übereinstimmung. Wenn auch bisher erst nur wenige Versuche vorliegen, so zeigt sich doch schon deutlich, daß die Höhe des thermotaktischen Optimum der weißen Maus ein mendelndes Merkmal ist, das

Tabelle 3
Höhe des thermotakt. Optimum (in + ° C)
W = weiße Maus; G = graue Maus; T = Tanzmaus

Eltern	W♀ W♂	G♀ G♂	W♀ G♂	G♀ W♂	W♀ WG♂		
	WW weiß	GG grau	WG grau	GW grau	weiß	W . WG grau	hellbr.
	34,20	36,34	34,20	34,38	34,16	34,24	34,30
	34,20	36,72	34,24	34,48	34,30	34,56	34,98
	34,30	36,92	34,62	34,50	34,34	34,66	35,30
	34,42	37,08	34,98	34,56	34,40	34,96	35,34
	34,42	37,10	35,14	35,26	34,52	35,04	
	34,46	37,16	35,18		34,64	35,14	
	34,56	37,29	35,32		34,84	35,18	
	34,68	37,34	35,54		35,16	35,20	
	34,68	37,34	35,78		35,20	35,36	
	34,70	37,46			35,24	35,46	
	34,70	37,46			35,26		
	34,78	37,56			35,32		
	34,80	37,70			35,36		
	34,92	37,86			35,36		
	35,06	37,86					
	35,18	37,88					
	35,60						
M	34,65	37,30	34,96	34,62	34,87	34,98	34,98
P				34,84		34,93	
			F ₁			Rückkr. F ₁ × W	

Eltern	WG♀ WG♂		WG♀ WG♂			T♀ T♂	T♀ G♂
	WG . G grau	grau	hellbr.	grau	hellbr.	TT schwarz und schw/weiß	TG grau
Junge				WG . WG			
Farbe							
	34,94	37,06	37,26	34,44	34,70	33,64	32,98
	35,08	37,54		34,62	34,94	33,70	33,52
	35,12			34,74		33,92	33,76
						33,92	33,78
						34,34	33,82
						34,34	33,82
						34,00	34,00
						34,42	34,42
M	35,04	37,30	37,26	34,60	34,82	33,90	33,75
			37,29				
Rückkr.				F ₂		P	F ₁

gegenüber dem entsprechenden Wert der grauen Maus dominant ist.

Die Jungen aus der Kreuzung Tanzmaus-Weibchen und grauen Hausmaus-Männchen (TG) haben das Optimum der Tanzmaus, so daß anzunehmen ist, daß in der Kombination

Tanzmaus \times graue Hausmaus die Höhe des Optimum der ersten Form über die der zweiten dominiert (s. Tab. 3).

Die Feststellung, daß die Höhe des thermotaktischen Optimum bei Mäusen ein Art- oder Rassenmerkmal ist, das sich in entsprechender Weise wie viele morphologische und physiologische Eigenschaften vererbt, ist von besonderem Interesse, da es sich hier um ein quantitatives Empfindungsmerkmal handelt. Die »Vorliebe« für eine bestimmte Höhe der Bodentemperatur wird vererbt. Es ist anzunehmen, daß diese »Vorliebe« irgendwie mit dem Stoffwechsel der Tiere in quantitativer Beziehung steht, etwa durch die Höhe der Bluttemperatur oder dgl. bedingt wird, und daß diese Eigentümlichkeiten es sind, die art- oder rassenkonstant sind und vererbt werden.

7. Herr Prof. O. KOEHLER, O. MÜLLER und R. WACHHOLTZ:

Kann die Taube Anzahlen erfassen?

(Aus dem Zoologischen Institut der Albertus-Universität Königsberg/Pr.)

(Mit 5 Abbildungen und 5 Tabellen.)

Anschließend an W. FISCHELS¹ Ergebnisse haben O. MÜLLER und R. WACHHOLTZ kürzlich im Rahmen von Staatsexamensarbeiten die Frage des »Zählvermögens der Taube nochmals geprüft.

Wir glauben natürlich nicht, dem Vogel eigne der abstrakte Zahlbegriff oder auch nur der der Anzahl, so wie ihn ein knapp vierjähriges Mädchen anwandte, als sie die Ziffer 2 auf einem Trambahnschild sah und sagte: »Da kommt die 2 und hat 2 Wagen; das paßt zu dem, was sie ist.« Aber »anschauliche Begriffe« möchten wir bei höheren Tieren schon eher vermuten.

FISCHELS Tauben warfen die Merkmale tragenden Deckelchen von Kästchen herunter, in denen sie unter dem positiven Merkmal Futter, unter dem negativen nichts fanden. Als Merkmale dienten Körner, Steinchen oder Tuscheckle in Anzahlen und Anordnungen der Tabelle 1; das Positivmerkmal ist fett gedruckt. Das große Pluszeichen bedeutet gelungene Dressur, die eingeklammerte Zahl die Anzahl dazu erforderter Dressurversuche. Zwei in Reihe gegen drei in Reihe lernten sie schon nicht mehr, drei im Dreieck gegen zwei lernten sie zu unterscheiden, wenn ein Minuskästchen geboten wurde, bei zwei Minuskästchen nicht.

¹ W. FISCHEL, Haben Vögel ein „Zahlengedächtnis“? Z. vgl. Physiol. 4 (1926) 345–369.

Tabelle 1.
Nach FISCHEL 1926.
Tauben.

2:1	+ (58, 48)		Anzahl Kästchen	
2:3	⋮ ⋮ : — - +	⋮ ⋮ : + -	2 +	3 —
3:1	⋮ ⋮ : — (1 Tg. +) + -	⋮ ⋮ : . + -	2 + 3 +	Gerste, Steine Punkte

Stieglitz.

3:1	+ (21)	8:4 + neu zu lernen
3:2	+ sofort	8:5 +
4:2	+ „	7:5 — (60)
5:4	— (321)	10:6 —
5:3	+ 6:3	12:6 und mehr: größerer Haufen
	+ neu zu lernen	

3 in Reihe gegen 1 konnten sie höchstens während eines Tages behalten; sie vergaßen das mühsam Erlernte wieder über Nacht. Das positive Dreieck aber differenzierten sie gegen 1 auch in der Anordnung mit 2 Minuskästchen. — Wesentlich Besseres leistete ein Stieglitz, wenn die erlaubte Gruppe aus losen, die verbotene aus festgeklebten Hanfkörnern bestand; sie waren nicht Verheißer versteckten reichlichen Futters wie im Taubenversuch, sondern sichtbare Belohnung selbst. Hier wäre die Grenze vielleicht bei 4:3 anzusetzen, doch ist der Versuch leider unterblieben; 5:4 unterschied der Stieglitz nicht mehr. War 5:3 erlernt, so mußte 6:3 neu erlernt werden; danach war ihm 8:4 auch nicht selbstverständlich, sondern er mußte erst neu üben. 7:5 mißlang. Jenseits von 12:6 wählte er stets den größeren der beiden Haufen.

Ist die Taube wirklich so viel weniger leistungsfähig als der Stieglitz, oder war sie nur durch die Versuchsanordnung benachteiligt?

MÜLLER und WACHHOLTZ haben an der Taube den bisher vom Stieglitz FISCHELS unseres Wissens gehaltenen Vogelweltrekord gebrochen, und zwar erstens den im Unterscheiden zweier Merkmalsgruppen bei derart dauernd wechselnder Anordnung der Körner in beiden Gruppen, daß, gemessen am menschlichen Erfassungs- und Erinnerungsvermögen für Gruppenanordnungen aus bis zu 6 Körnern, ein Erkennen lediglich nach der Anzahl zumindest die größte Wahrscheinlichkeit hat. Dieser Erfolg ist wohl zu danken erstens der besseren

Versuchsanordnung, besonders der richtigen Dosierung von Lohn und Strafe, zweitens aber dem Umstände, daß O. MÜLLER von Kind auf Taubenhalter ist. Er entnahm seine damals drei Wochen alten Versuchstiere im Juni 1934 dem Nest und fütterte sie aus seinem Munde hoch. Sie ritten ihm auch später auf, fraßen aus der Hand, kamen ungescheut in unsere unmittelbare Nähe; wir vermieden es aber, sie ohne Not anzufassen.

Anfangs stand der Versuchsleiter dem Tier auf 2 m Abstand gegenüber, das durch ein Türchen (↓) im halb mit Pappe verkleideten Gitter zum weißen Pappstreifen *F* mit den beiden Körnergruppen lief (Abb. 1). Auf dem Wege von 40 cm Länge betrachtete es die beiden Gruppen und steuerte einer von ihnen zu. War es die richtige, so verhielt sich MÜLLER völlig ruhig; war es die falsche, so scheuchte er die Taube durch Zuruf und Gebärde zurück, möglichst bevor sie noch hatte zugreifen können. Auch wenn sie nach richtiger Erstwahl (+) gleich noch die verbotene Gruppe hinterher fressen wollte, wurde sie gescheucht (S +). Später verschwand MÜLLER, sowie die Taube sich zum Betreten des Versuchsfeldes anschickte, hinter einem Schirm und wurde also für die Taube völlig unsichtbar, ohne daß die Versuchsergebnisse sich änderten. Zuletzt, nämlich bei WACHHOLTZ zweiter Fragestellung (s. unten), benützten wir die Scheuchwippe der Abb. 2, die hinter einem seitlich umgreifenden, schwarz verkleideten Standschirm *S* bedient wurde und nach dem Alles- oder Nichtsgesetz arbeitete: Versuchsleiter unsichtbar und unhörbar; bei richtiger Wahl geschieht nichts. Bei falscher fliegt plötzlich, explosionsartig der Pappstreifen mit den Körnern in die Luft, die Taube flieht. Die Einstellung des Schlagbolzens schließt sanfte, unwillkürliche Beeinflussung aus, da er bei leisem Hinterdrücken des Hebels hinter dem Schirm selbst bis in die Tiefstlage den Pappstreif noch nicht berührt; man muß mit voller Wucht den Hebel hinabstampfen, um das Pappstück emporzu-schleudern. Ferner kann die Taube das Auge des Versuchsleiters

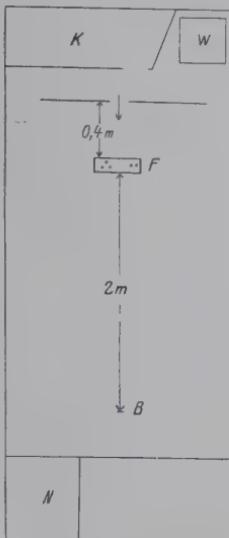


Abb. 1. O. MÜLLERS Versuchskäfig im Freien.
K = Kleinkäfig zum Einsperren nichtbeschäftigte Tauben, W = Wasserbecken, Pfeil = das Türchen im Gitter, durch das die Taube zum Pappstreifen *F* mit den zwei Körnergruppen kommt.
B = Beobachter freistehend, N = Nest.

im Grunde der schräg aufwärts gegen die dunkle Hinterwand des Zimmers weisenden Guckröhre gewiß nicht sehen. Selbstverständlich herrschte während des Versuchs völliges Schweigen, und wir bewegten uns nicht. Mehr Querbalken, als die Zeichnung sie angibt, machten den aus schweren Brettern bestehenden Doppelboden über der Scheuchwippe sehr stabil. Bei »Spontanversuchen« war die Wippe abgestellt, WACHHOLTZ stand mit dem Gesicht zur Wand hinter dem Schirm und sah nicht, was die Taube tat; ich saß, ebenfalls für die Taube völlig unsichtbar,

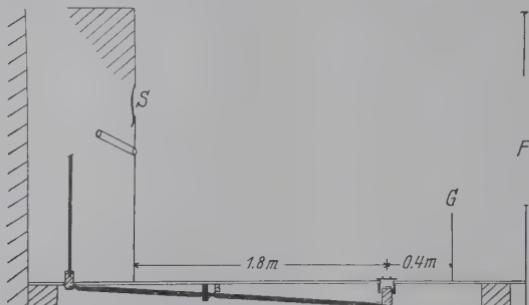


Abb. 2. WACHHOLTZ' zweites Versuchszimmer mit der Scheuchwippe unter dem stabilen Doppelboden. G = dasselbe Gitter mit dem Türchen wie in Abb. 1, F = das einzige Fenster, S = schwarzverkleideter Schirm.

hinter dem Schirm oder dem Kinoapparat, der den nur zum Filmen geöffneten Ausschnitt S des Schirms ganz ausfüllte und unbewegt auf einem Brettchen stand. Da ich, von gemeldeten Ausnahmen abgesehen, mich völlig still und ruhig hielt, besteht keine Möglichkeit unwissentlicher Zeichengebung vom Menschen zur Taube.

Hätten wir sogleich in dieser Weise begonnen, so würden die Tauben meiner Überzeugung nach wenig oder nichts gelernt haben. Am Anfang stand die plastische Beziehung des Tieres zum bekannten, Elternstelle vertretenden Menschen, der das Tier bei erlaubtem Tun ruhig gewähren ließ, bei verbotenen mit jeweils gebotener Weichheit oder Strenge eingriff. Nach erzielter Leistung aber ist die Gefahr der unwissentlichen Zeichengebung, die um so ernster wird, je näher sich Mensch und Tier in ihren Ausdrucksbewegungen stehen, radikal ausschaltbar nur durch eine Versuchsanordnung, die Mensch und Tier völlig voneinander trennt und nur eine einzige Eingriffsmöglichkeit übrig lässt, deren Anwendung nur absichtlich, also vom Versuchsleiter gewollt und bemerkt, nie aber unwillkürlich geschehen kann. Das trifft für die Scheuchwippe zu.

Zahlreiche Ausgangsversuche bestätigten ältere Erfahrungen an Tauben: die spontane Neigung, vom größeren Haufen zu fressen, die Möglichkeit der Dressur gegen die Spontantendenz auch auf den kleineren Haufen; leichte Dressierbarkeit auf geringe Größenunterschiede formgleicher Figuren (relative Wahl bei Transpositionen) und auf verschiedenfarbige formgleiche Papiere. Dagegen gelingen Dressuren auf verschiedene geometrische Figuren nur schwer. Farbunterschiede bewerteten die Tauben stärker als Größenunterschiede, wenn beide miteinander konkurrierten.

Ausführlich seien vorerst MÜLLERS Versuche mit zwei Körnergruppen dargestellt (links und rechts meist alternierend wechselnd, Gegenwirken gegen Spontanbevorzugungen wie bei FISCHEL) (Tab. 2). Sie fanden im Freien (Abb. 1) vom August bis Oktober 1934 statt. Für jeden Versuch — das gilt für die ganze Arbeit — wurden stets neue, möglichst unternander gleichgroße Körner derselben Getreideart gewählt, zuletzt immer Weizen. — In Spontanversuchen bevorzugten die beiden Tauben

Tabelle 2.
Nach O. MÜLLER 1934. 3 Tauben.

Taube	Kurzweiß	Nichtweiß	Dunkel
spontan	2 : 1 13× 7×	2 : 1 11× 9×	
Dr. 2 : 1 wie sp.	nach 300 + letzte 20 : 20 +	nach 152 + letzte 20 : 20 +	nach 400 + letzte 25 : 24 +
sp. Großer Haufen ?	2 3 5× 15×	2 3 7× 13×	2 3 13× 7×
Dr. 3 : 2	nach 439 + I. 20 : 16 +	nach 600 + I. 20 : 18 +	nach 520 — wie FISCHEL; wählt nicht
	Gruppenwahl bis zur gleichen Grenze wie Mensch		
sp.	4 : 3 5× 5×	4 : 3 4× 6×	940
	5 : 3 8× 2×	5 : 3 7× 3×	
Umdr. 3 : 4 + —	nach 300 — nach 700 + + Form!	nach 700 —	Dr. 4 : 3
Dr. 3 : 5	nach 600 +	nach 284 +	Dr. 5 : 3
sp. Kleiner Haufen	4 : 6 7× 3×		
Dr. 3 : 4	nach 655 + I. 40 : 33 +	nach 600 + vorl. 20 : 18 +	harte Dr. 4 : 3
	3064	2396	

»Kurzweiß« und »Nichtweiß« (nach Flügelzeichnung unterschieden und benannt) die Zweikörnergruppe gegenüber dem einzeln liegenden Korn. Die mit der Spontantendenz gleichsinnige Dressur gelang bei Kurzweiß nach 300, bei Nichtweiß nach 152 Versuchen derart, daß die letzten 20 aufeinanderfolgenden Versuche sämtlich positiv waren, d. h. die Taube ging immer zuerst zu den zwei

428	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	-
.			
	<i>M</i>						
429	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
419	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
430	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
420	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
431	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	-	
.	.	.	.				
421	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
432	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
422	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
433	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
423	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
434	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
424	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
435	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
425	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
436	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	-	
.	.	.	.				
426	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
437	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				
	<i>M</i>						
427	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	-	
.	.	.	.				
	<i>M</i>						
438	<table border="1"><tr><td>.</td><td>.</td><td>.</td><td>.</td></tr></table>	+	
.	.	.	.				

Abb. 3. Dressur 3 gegen 2, Taube Kurzweiß.
1. September 1934.

Körnern. Daß sie oft hinterher noch das gegenüberliegende eine Korn fressen wollte und von ihm weggescheucht werden mußte, das wurde zwar stets vermerkt; doch zählten hier auch solche Versuche positiv, wenn nur die Erstwahl der richtigen Gruppe gegolten hatte. Die Taube »Dunkel« wurde gegen die bei ihr selbst leider nicht untersuchte Spontantendenz auf das Einzelkorn dressiert; bis zum vollen Erfolge waren 400 Versuche nötig.

Als nun erstmals in Spontanversuchen Gruppen aus 2 und 3 Körnern sich gegenüber lagen, bevorzugten Kurzweiß und Nicht-

weiß die 3, Dunkel die 2 Körner; man könnte glauben, jene beiden hätten bei der Dressur nur gelernt, den größeren, die Taube Dunkel aber den kleineren Haufen zu wählen. Die folgenden Dressuren von Kurz- und Nichtweiß auf 3 gegen 2, also im Sinne ihrer Spontantendenz, waren beide erfolgreich, allerdings erst nach langer Übung. Bei der Gegenaufgabe versagte Dunkel ebenso wie FISCHELS Tauben; aber sie wählte jetzt auch nicht mehr, sondern lief einfach zu derjenigen Gruppe, die sie beim Betreten des Versuchsfeldes zuerst erblickt hatte. Daher unterblieben weitere Versuche mit ihr. Abb. 3 zeigt 20 aufeinanderfolgende Versuche mit Kurzweiß. Wie man sieht — und auch das gilt, von zu besprechenden Ausnahmen abgesehen, für sämtliche Versuche dieser Arbeit

ebenso —, wechselte die Anordnung der Körner in der Gruppe und die relative Lage der Gruppen zueinander soweit, wie jeweils nur möglich. Dabei blieben sie für die Taube unterscheidbar bis zu etwa derjenigen Grenze, bei der auch wir versagen. Im Versuch 425 ist rechts die Dreierreihe gegen die Zweierreihe (links) eben noch dadurch abgesetzt, daß der Abstand zwischen beiden Gruppen ein klein wenig größer ist, als der Abstand zweier Nachbarkörner in der Gruppe. In 426, der ebenfalls noch positiv verlief, liegt das innerste Korn der linken Gruppe aus drei Körnern schon genau auf der Mitte des Pappstreifens, doch ist der Innenabstand der Zweiergruppe kleiner als der von Nachbarkörnern der Dreiergruppe. 428, das Spiegelbild von 426, fiel negativ aus, bei 427 können auch wir kaum mehr von Gruppenbildung reden. So oft entsprechende Versuche eingeschaltet wurden, hatten sie dasselbe Ergebnis. Die Neigung der Taube, die Körner zu Gruppen zusammenzusehen, ist also sehr stark, und die Gesetze der Gruppengestaltung scheinen, soweit untersucht, für Taube und Mensch gut vergleichbar (vgl. M. HERTZ). Als unter 15 Versuchen, in denen beide Gruppen auf gleicher Höhe in Horizontalreihe lagen, 4 mal, wie in 434, der Außenabstand der Zweikörnergruppe größer war als der der Dreikörnergruppe, wählte Kurzweiß alle vier Male die Dreiergruppe. Es kommt ihr also weniger auf die Ausdehnung der Gruppe an, als — so müssen wir wohl sagen — auf die Anzahl der die Gruppe bildenden Körner.

In den folgenden Spontanversuchen (vgl. weiter Tab. 2) wurden 4 und 3 gleichgewertet, 5 Körner aber vor dreien bevorzugt. Abermals würde man von Bevorzugung des größeren Haufens reden mögen, der Unterschied zwischen 3 und 4 wäre nicht augenfällig genug gewesen. Die folgende Dressur von Nichtweiß auf 4 gegen 3 schien diese Vermutung durch ihr völliges Mißglück zu bestätigen. Ebenso mißlang die Umdressur von Kurzweiß — wir hielten damals dieses Tier für das gelehrigere — gegen die Spontantendenz auf 3 gegen 4. Wohl aber gelang die Formdressur auf 3 im Dreieck gegen 4 in Reihe, und als vier Körner in Dreieckform, drei in Reihe gelegt wurden, wählte Kurzweiß glatt das Dreieck; sie hat sich also nach der Form gerichtet, nicht nach der Anzahl. Anschließend leistete sie bei beliebig wechselnder Lage der Körner in der Gruppe 3 gegen 5, also gegen die Ausgangsneigung zum größeren Haufen, und zwar ausgezeichnet, und Nichtweiß war im Sinne ihrer Spontantendenz erfolgreich bei ihrer Dressuraufgabe 5 gegen 3. Die nun unbeeinflußt gestellte

Spontanaufgabe 4:6 zeigte Kurzweiß, im Sinne der vorhergehenden Dressur, den kleineren Haufen bevorzugend, umgekehrt wie in ihren Spontanversuchen vor der Umdressur. Diese Erfolge ermutigten, beiden Tauben die Unterscheidung zwischen 3 und 4 nochmals zuzumuten, und sie gelangen diesmal tatsächlich in beiden Richtungen: Nichtweiß löste nach harter Dressur auf 4 gegen 3, d. h. die Aufgabe im Sinne der dauernd bewährten Spontan-

	92		-				
	93		-				
83		-	94		-		
84		+S	95		+S		
85		+S	96		+S		
86		+S	97		+S		
87		+S	98		-		
88		-	99		-		
89		+S	100		+S		
90		+S	101		-		
91		+S	102		+S		

Abb. 4. Aus der Dressurreihe 3 gegen 4.
Taube Kurzweiß. 6. Oktober 1934.

(Abb. 4). Da anschließend endlich Nichtweiß in einer langen Versuchsreihe von 5 gegen 4 auf 70% positive Wahlen kam, so ist damit schon durch O. MÜLLERS Tauben der erste Rekord gewonnen, der Stieglitz geschlagen.

Kurzweiß, ein Tauber, hatte sich inzwischen derart in Nichtweiß verliebt, daß er zu weiteren Versuchen unbrauchbar wurde. WACHHOLTZ hielt ihn im Käfig, wo er durch sein dauerndes Gurren Nichtweiß anregt, und arbeitete nur noch mit dieser.

Wie Tabelle 3 lehrt, gelang anschließend auch WACHHOLTZ bei Nichtweiß die Dressur auf 5 gegen 4, ebenso 6 gegen 4. Die nächste Aufgabe, 6 gegen 5, lieferte schon 41,4% Falsch-

Tabelle 3.
R. WACHHOLTZ 1934/35. Nichtweiß.

Dressur	Zeit	Versuche	% —	letzte 20	+ S.
5 : 4	10.-24. 10. 30.10.-6. 11.	647	32%	18 +	7%
6 : 4	28. 11.-14. 1.	500	20%	19 +	26%
6 : 5	16.-25. 1	500	41%	11 +	56%

wählen, also $8,6 \pm 6,9\%$ mehr Richtigwählen, als sie dem Zufallsverhältnis der Zweigruppenwahl entsprochen hätten. Die Abweichung hält sich innerhalb der doppelten Fehlerbreite, immerhin liegt auch eine Zwanzigerserie mit 17 Positivwahlen vor. Vorübergehend hat Nichtweiß also auch diese Aufgabe gemeistert, aber ein Weitergehen auf diesem Wege erschien mindestens sehr mühsam, wenn nicht gar aussichtslos.

Wie die Tabellen zeigen und der dem Kongreß vorgeführte Film durch Beispiele für sämtliche hier besprochenen Versuchsgruppen es veranschaulicht, haben die Tauben gelernt, in sicher unbeeinflußten² Wahlen zuerst zur erlaubten Gruppe zu gehen, wobei die Grenze erst bei 6 gegen 5 lag. Es war Dressur möglich sowohl auf die größere, wie auch die kleinere zweier Gruppen. Spontantendenzen, vor Dressur wohl stets auf den größeren Haufen, waren vorhanden, jedoch durch Dressur umkehrbar. Für jedes Zahlenpaar war Neudressur nötig. Größenunterschiede der von der Gruppe bedeckten Fläche brauchen nach guter Dressur keine Rolle zu spielen. Das Werten der Gruppe erfolgt bei geeigneter Dressur unabhängig von der Körneranordnung in der Gruppe und unabhängig von der relativen Lage beider Gruppen bis etwa zu der Grenze, bei der auch wir sie nicht mehr trennen können. Unterscheidungen, die bei sogleich einsetzender formfreier Dressur mißlangen, ließen sich durch Ausgehen von einer Formdressur und folgende Verwischung dieser Form doch erzwingen. — Daß sich die Tauben alle die so zahlreichen und regellos wechselnden Formvarianten eingeprägt hätten, um daran die Gruppen zu unterscheiden, ist kaum denkbar. Die nächstliegende Deutung ist die, daß sie die Unter-

² MÜLLER stand in zahlreichen Kontrollversuchen, WACHHOLTZ vom 28.11.34 immer während der ganzen Versuchsdauer hinter dem Schirm. Sobald die Taube sich zum Türchen wandte, um das Versuchsfeld zu betreten, ging er schleinigst hinter den Schirm und kam nicht eher hervor, als bis sie das Versuchsfeld verlassen hatte. Das tat sie rechts oder links herum um das Eintrittsgitter oder auch durchs Türchen; selten kam sie auch zum Stand des Versuchsleiters, besonders um die dort stehenden Körnervorräte zu begutachten.

schiede der Anzahlen gleichartiger, die Gruppe bildender Körner anschaulich erleben können, wenn sie nur recht angeleitet werden und andere Unterscheidungsmöglichkeiten fehlen. Anzahlen bis zu 5, vielleicht bis zu 6 können also in dem Vermögen der Taube, aus gleichartigen Sehdingen selber gestaltete Gruppen zu unterscheiden, nachweislich eine Rolle spielen. Die Prüfung der Frage, ob das gleiche auch in anderen optischen Situationen, ferner auch für andere Sinnesgebiete gilt, möchten wir uns vorbehalten.

Wir Menschen können den Zahlbegriff nicht nur aus gleichzeitiger Wahrnehmung mehrerer Objekte, sondern ebenso gut auch aus der Aufeinanderfolge von Geschehnissen ableiten, z. B. wenn wir dieselbe Handlung wiederholen. Um zu prüfen, ob auch die Taube sich zu erinnern vermag, wie oft sie eine Handlung ausführte, ließen wir die bisher besprochene Gruppenunterscheidung im Zweiwahlversuch hinübergleiten in die nun geforderte Entscheidung gegenüber Körnern einer Gruppe ohne Lageauszeichnung der Einzelkörner und fragten, ob sie lernen kann, sie nicht alle zu fressen.

Hühner haben mehrfach gelernt, aus einer Reihe äquidistanter Körner jedes zweite zu fressen, wenn die verbotenen zur Dressur angeklebt waren. Das kann eine Alternanz sozusagen auf Ja-Nein sein. HUNTERS Waschbären³ lernten im »Zeitlabyrinth« die kinästhetische Doppelalternanz rrll, d. h. sie wendeten bei viermal aufeinanderfolgendem Durchlaufen einer T-Gabelung die ersten zwei Male nach rechts, dann zweimal nach links. FISCHELS Grasmücke lernte durch eine recht scharfe Strafdressur, von einem Haufen Ameisenpuppen nur eine wegzustehlen; zwei fortzunehmen aber lernte sie nicht. Mit der Aussage, sie hätte gelernt, »bis 1 zu zählen«, ist nichts anzufangen. Unsere Tauben lernten bisher, zwei Körner zu fressen.

WACHHOLTZ begann mit einer Neudressur auf die Zweiergruppe gegen 1; diesmal aber sollte das Hinterherfressen des verbotenen einen Korns auch ohne Scheuchen unterbleiben. So ausgezeichnet die Gruppendiffenz auf 2:1 gelang (Tab. 4, Zeile 1), so mußte doch in nicht weniger als 30% aller Versuche gescheucht werden. Auch aus diesem Grunde gingen wir jetzt zu dem drastischeren Mittel der Scheuchwippe über (Abb. 2) und hatten nach Überwinden der ersten heftigen Verstimmung der Taube Nichtweiß

³ Zitiert bei FISCHEL und BUYTENDIJK: Arch. néerl. Physiol. 16 (1931) 449-476.

Tabelle 4.
WACHHOLTZ' Überleitung der Zwei-Gruppenwahl „2:1“ in die Aufgabe „2 von 3“
in der Dreikörnerreihe.

Aufgabe	Zeit	Versuche	% —	S. +	% S. = „S. +“ + „—“
2:1	28. 1.-26. 2.	1476	3,6 %	396	30%
Scheuchwippe 2:1	22. 3.-6. 4.	430	4,4 %	27	11%
		fraß zuerst von Zweiergruppe			
	letzte 20	a i	i a . .	Doppelpicken
2:1	<u>17</u> <u>3</u>	a i 3 9		i a 6 2	3×
2 von 3	16 4	2	17	1	1×
	erste 20	L.	M.	R.	

die Freude, daß die Negativwahlen nicht wesentlich stiegen, die zum Schutz der verbotenen »Einkorn-Gruppe« erforderten Scheuchungen aber auf 11% sanken. Nun wurde schrittweise das Innenkorn der Zweiergruppe immer mehr zur Mitte des Pappstreifens gelegt, bis alle drei Körner gleiche Abstände hatten; das mittelste lag genau in der Mitte des Streifens. Damit ist das Gruppengegenüber in eine dreigliedrige Körnerreihe übergegangen. Lautete vorher die Aufgabe, die Zweikörnergruppe zu wählen, das eine Korn zu meiden, so heißt sie jetzt, von drei Körnern zwei zu fressen, bzw. eins liegenzulassen, und zwar gleichgültig welche. Damit verliert auch die bisher bei der Zweigruppenwahl jeweils entscheidende Wendung nach links oder rechts ihre Bedeutung, die Seiten der einen spiegelbildlich zur Mitte symmetrischen Dreikörnergruppe sind gleichwertig geworden. Nach dem oben über die Grenzen der Gruppenunterscheidung Gesagten — sie sind für Taube und Mensch mindestens für die Reihengruppen gleich — war ein reibungsloser Verhaltensübergang zu erwarten und trat auch wirklich ein. Tabelle 4 zeigt unten den Ausfall der letzten 20 Versuche mit noch erkennbaren zwei Gruppen und den der unmittelbar darauffolgenden ersten 20 Versuchen mit der in sich symmetrischen Dreikörnerreihe. Wie die Zahlen lehren, löste Nichtweiß beide Aufgaben in unmittelbarer Folge genau gleich gut. Der Abstand benachbarter Körner betrug 10,5 cm und mehr; das Mittelkorn lag stets genau in der Streifenmitte, die beiden Seitenkörner stets in gleichem Abstand von ihm, bald in gleicher Höhe mit ihm, bald gleich weit darüber oder darunter.

Nun wurde (Tab. 5 oben) der Abstand der Nachbarkörner schrittweise verringert, zuletzt bis auf 3 cm; die Ergebnisse ver-

Tabelle 5.
R. WACHHOLTZ 1935. Nichtweiß.

2 von 3 Abst. cm	Zeit	Vers.	% —	I. 20	frißt erst			Doppel- picken
					L.	M.	R.	
> 10,5	10.-14. 4.	213	8,5%	20 +	24	158	31	3×
> 9,5	15. 4.	125	6,4%	20 +	19	87	19	
> 8	17.-20. 4.	270	13,3%	18 +	35	91	144	6×
6	20.-27. 4. [sp]	448	21,9%	16 +	87	161	200	7×
3	28. 4.-19.5	1270	32,8%	14 +				
4	21.-22. 5.	150	17,3%	17 +	20	50	80	1×
5	23. 5.	60	8,3%	19 +	9	22	38	
2 von 4 Abst. 5cm ⁴	23. 5.-5. 6.	390	57,0%	8 +	A.	J.	J.	A.
					85	44	130	101
2 von 3	6.-11. 6.	360	28,6%	18 +	Max. 15			
					L.	M.	R.	
					127	82	108	18×
2 von 4	12.-13. 6.	121	17,4%	17 +	A.	J.	J.	A.
					34	19	11	12
2 von 3, 4, 5, 6	16.-27. 6.	640	37,8%	15 +	Max. 17			
					7640			

schlechterten sich dabei zwar, blieben aber stets deutlich positiv. Wir hätten selbst kaum erwartet, daß es gelingen würde, die Taube allein durch ihre Erwartung der möglichen »Explosion« der Versuchsanordnung zu verhindern, ein Korn zu fressen, das 3 cm vom letzten Pickort entfernt vor ihrem Schnabel lag; es gelang immerhin durchschnittlich in 7 von 10 Versuchen.

Zur Zeit des vollen Erfolges bei einem Körnerabstand von 6 cm (vgl. [sp] in Tab. 5) schoben wir die Spontanversuche der Abb. 5. ein. WACHHOLTZ kehrte jetzt, sobald die Taube sich dem Türchen näherte, stets das Gesicht zur Rückwand und verschwand hinter dem Schirm, so daß er und die Taube sich beide nicht sehen konnten. Ich allein beobachtete, ebenfalls hinter dem Schirm und bei abgestellter Wippe. Ich stehe dafür ein, daß ich weder durch Bewegung (Erschütterung), noch akustisch noch sonstwie für die Taube bemerklich geworden sein kann. Ein Korn wurde gefressen (470); die Taube kann also nicht gelernt haben, eins liegen zu lassen. Zwei Körner wurden auch glatt und ohne Zögern gefressen (461, 463, 469). Das spricht dafür, daß sie gelernt hat, zwei Körner dürfen ohne Gefahr gefres-

⁴ Diese Versuchsreihe litt unter Krankheit der Taube und Umzug in den neuen Raum der Abb. 2.

sen werden. Der so lange geübte Dreikornversuch (462, 471) verlief normal. Und als 4 Körner in Reihe lagen (465), zum erstenmal seit dem 14. Januar für diese Taube (seit dem 28. I. hatte sie immer nur 3 Körner vor sich gehabt), da fraß sie zwei und ließ die beiden anderen liegen. Im nächstfolgenden Versuch 466 fraß sie von den 5 Körnern glatt zwei, hinterher mit jener in den

27.4.35. Spontan				$f=6\text{ cm}$			
	L.	R.	Erg S		L.	R.	Erg S
461				467			+-
462			+-	468			- - 3,4 mit schl. Gewissen
463				469			
464			+-	470			
465			+- erstmals seit 14. I. 4 Körner	471			+-
466			3 mit schl. Gewissen				

Abb. 5. Spontanversuche mit Nichtweiß.

Filmen an entsprechender Stelle recht deutlichen Vorsicht des Diebes, der jeden Augenblick gewärtig ist, auf frischer Tat ertappt zu werden, mit weit ausgerecktem Halse in fluchtbereiter Stellung das dritte, um dann sofort, selbst ohne sich die sonst stets übliche Zeit zum Herunterschlucken zu nehmen, beschleunigt davonzugehen. Ich sagte sogleich nach diesem Versuch zu WACHHOLTZ: »Dieser Fehler ist mir lieber als eine richtige Lösung.« Wer dies Verhalten gesehen hat, wird an dem »schlechten Gewissen« der Taube bei dieser Untat nicht zweifeln. Sie nähert sich in solchem Falle dem verbotenen Korn so, wie wir etwa einem Explosionskörper, der jeden Augenblick in die Luft gehen kann, und nie tat sie das beim ersten und zweiten Korn. Daß sie das verbotene Korn doch endlich fraß, ist mir der beste Beweis dafür, daß ich

kein unwissentliches Zeichen gegeben habe. Besonders erstaunlich ist aber, daß der nächste Versuch 467 in der Fünferreihe Erfolg brachte, obwohl die Straftat im Vorversuch ungesühnt geblieben war; denn oftmals verdirbt ein solcher Spontanversuch, d. h. auch nur einmaliges Unterlassen der Strafe das gute Dressurverhalten für längere Zeit. Auch 468 bot einen seit dem 21. I. nicht mehr erlebten Anblick, 6 Körner, und wieder war das schlechte Gewissen beim Fressen des dritten und vierten Kornes von drastischer Deutlichkeit.

Leider habe ich diese Reihe von Spontanversuchen, die erste ihrer Art, nicht sogleich verfilmt. Die bei der Aufnahme brennenden drei Lampen, das Schnarren des Federapparates lenkten die Taube zwar erstaunlich wenig ab, senkten aber doch ihre Leistungshöhe fast immer merklich. Der Versuch, die entsprechende Reihe von Spontanversuchen in unmittelbarer Aufeinanderfolge zu filmen, ist gescheitert, doch stehen mir alle Einzelszenen der beschriebenen Art im Filmbild zur Verfügung, mehrfach einige davon in unmittelbarer Aufeinanderfolge. Wie alle diese Wiederholungen beweisen, hat die Taube bestimmt nicht gelernt, eins liegen zu lassen, also »auf eins zu zählen«, so wie die Grasmücke FISCHELS lernte, eins zu fressen; die Taube weiß vielmehr, zwei sind erlaubt; und zwar nicht nur einfach zwei Pickhandlungen, sondern die Aufnahme zweier Körner. Oft genug pickte sie vorbei oder das Korn sprang auf der leicht federnden Pappplatte weg; dann pickte sie stets sogleich dieses Korn am neuen Orte nochmals auf und verzählte sich doch in der Folge nicht. Überall wo dies »Doppelpicken« in den Tabellen auftritt, hat die Taube einmal mehr gepickt als Körner gefressen. Und die Fälle von Doppelpicken verteilen sich auf die positiven und negativen Fälle in etwa demselben Verhältnis, wie es für die ganze Versuchsgruppe gilt. Der Fall aber, daß im Dreikörnerversuch die Taube zweimal nach einem Korn pickte und dafür zwei liegen ließ, ist niemals eingetreten.

Bis zum 5. VI. folgt eine durch Krankheit und Umzug in einen neuen Raum getrübte schlechtere Leistung, in der nach Aufgabe der Bemühungen, die Spontanreihe der Abb. 5 fehlerfrei auf einen Filmstreifen zu bannen, die Dressur auf 2 von 4 versucht wurde. Der Erfolg blieb vorerst aus. Als Nichtweiß wieder gesund und eingewöhnt war, stellte sich in der Ausgangsaufgabe 2 von 3 der alte Erfolg bald wieder ein. Nun gelang auch die vorher mißglückte Aufgabe 2 von 4 rasch und gut. Anschließend endlich wechselte WACHHOLTZ völlig unregelmäßig mit den Aufgaben 2 von

3, 2 von 4, 2 von 5 und 2 von 6, wobei natürlich auch die Anordnungen der Körner in jeder Gruppe immer regellos wechselten. Die Tabelle verzeichnet $62,2 \pm 2\%$ richtige Lösungen, ein Ergebnis, das selbst gegen ein Zufallsverhältnis richtiger und falscher Lösungen von 50%, wie bei der alten Gruppenwahl statistisch völlig gesichert wäre; in Wahrheit aber ist die Zufallsaussicht, daß die Taube aus abwechselnd 3 bis 6 Körnern immer gerade nur 2 frisst, natürlich ganz erheblich geringer als 50%, das Ergebnis also entsprechend viel besser gesichert. Auch diese Phase wurde im Film festgehalten und auswahlweise vorgeführt. Auf mich selbst wirken die Laufbilder und noch mehr der unmittelbare Anblick der unverhohlenen Angst vor und bei der verbotenen Handlung, stets erst vom dritten Korn an, und ebenso die »Intensionsbewegungen«, ein Picken zum dritten Korn, das aber vor dem Erreichen des Ziels abbriicht, beides wahlgemerkt im Spontanversuch, noch weitaus überzeugender als alle Zahlen.

Die Taube Nichtweiß hat gelernt, daß sie zwei Körner fressen darf, unabhängig davon, wie viele sonst noch daliegen, gleichgültig wie sie angeordnet sind. WACHHOLTZ versucht gegenwärtig die Umdressur auf drei erlaubte Körner unter 4 bis 7 daliegenden.

Diese Taube sieht Körnergruppenpaare wie ein Mensch, der mindestens bis 5, sie handelt wie einer, der mindestens bis zwei⁵ zählen kann. In der letzten Versuchsreihe aber kann die rein optische Struktur der Gruppenordnung noch weniger die entscheidende Rolle spielen als schon bei den Zweigruppenwahlen. Denn zu der Annahme, die Taube vermöchte aus 3, 4, 5 oder 6 jeweils beliebig gelagerten Körnern gerade immer eine Zweiergruppe optisch auszusondern, wird man sich um so weniger entschließen, als sie oft genug zwei nicht benachbarte Körner frisst, wie es die früher gelegentlich, vom 27. 3. 35 durchweg angelegten Spurprotokolle (wie Abb. 5, 466) und auch Filmbilder belegen. Die weitaus einfachste, ja vielleicht die einzige mögliche Deutung ist die, daß die Taube Nichtweiß gelernt hat, »auf zwei zu handeln«. Dies ist, wenn ich nicht irre, der zweite Vogelrekord dieser Mitteilung.

Etwas Unbiologischeres als dies Verbot, nicht über das zweite Korn hinauszufressen, läßt sich für eine Taube wohl kaum

⁵ Anm. bei der Korrektur: Heute (17. 8. 35) wie einer, der mindestens bis drei zählen kann: In gleichartigen Versuchen mit einer Gruppe von 4, 5, 6 oder 7 Körnern in beliebig wechselnder Lage frisst sie nunmehr 3 und läßt die restlichen liegen.

ausdenken. Aber auch Dinge, die unter Normalbedingungen geradezu erhaltungswidrig wären, können Tiere lernen, wenn die Umstände es erfordern und wenn nur der richtige Umweg gefunden wird, um sie zum Verständnis der Aufgabe zu bringen.

Natürlich hat die Taube dies unnatürliche Verbot nicht etwa zur eigenen sittlichen Forderung erhoben. Immer wieder zieht der Anblick des verbotenen Kornes ihren Schnabel wie magisch an, die Angst vor der blitzartig drohenden Strafe zieht ihn wieder zurück, ihre ganze Haltung ist das Bild dieses immer wiederkehrenden Widerstreites. Glücklicherweise gilt das einstweilen nur für den Pappstreifen, sonst müßte sie ja verhungern. Aus ihrem Napf frißt sie vor Versuchsbeginn, soviel darin ist, und Körner, die doch einmal neben dem Streifen am Boden liegen, nimmt sie jederzeit ohne Scheu. So würde FISCHEL vielleicht von gebundener Erinnerung sprechen. An den Pappstreifen mag sie vorerst noch gebunden sein; aber auch dort äußert sie sich ja immer erst vom dritten Korn an aufwärts, unabhängig davon, wieviel verbotene Körner daliegen. Woran ist nun die Unterscheidung erlaubter und verbotener Körner gebunden? Ein irgendwie sinnlich wahrnehmbarer Unterschied zwischen ihnen besteht nicht, an den die Strafangst gebunden sein könnte; es bleibt nur die Handlungs-, die Zählgestalt, oder wie man es sonst etwa nennen will: »zwei habe ich genossen, nun Vorsicht!« Mir scheint, so etwas verdient wohl die Bezeichnung als freie Erinnerung.

Was würden wohl die Weimarer Besitzerinnen der klugen Hunde zu unserer bescheidenen Feststellung sagen, wenn sie von ihr hören würden?

Was bedeutet ein Zählen bis 3 oder 6 gegenüber den fünften Wurzeln, die Kralls kluge Pferde aus dem Kopfe gezogen haben sollen, was alles Zählen und Rechnen vor des Hengstes Zarif »spontanem« Ausruf: »ik dnkn ik bn« (cogito ergo sum, Cartesius)! Was ist neben Hunden, die Shakespeares Namen richtig buchstabieren und zum Brunstduft einer Artgenossin »Weiß nicht« sagen, eine auf Drei handelnde Taube? Nun, sie ist gegen unwissentliche Lenkung vom Menschen her gewissenhaft gesichert, sie handelte von sich aus; sie selbst, nicht der Herr sprach aus ihrer Leistung. Sie hat, so glaube ich, mehr gelernt als das, was von all dem Elberfelder, Mannheimer und Weimarer Humbug übrig bliebe, wenn endlich einmal auch nur einer dieser klugen Säuger wirklich spontan handeln dürfte.

Diskussion: Prof. v. FRISCH, Prof. KÜHN, Prof. MATTHES.

8. Herr Prof. O. HARNISCH (Köln):

Zur Analyse des Sauerstoffverbrauchs einiger Wirbellosen.

(Aus dem Zool. Inst. d. Univ. Köln)

(Mit 1 Abbildung.)

Seit PFLÜGER herrscht die Vorstellung, daß die Größenordnung des O_2 -Verbrauchs der Tiere von den lebenden Zellen bestimmt wird: Der Partialdruck des Gases im Medium ist belanglos, so lange ausreichende Versorgung auch der tiefsten Gewebsschichten gewährleistet ist. Die bei Wirbellosen nicht seltenen Fälle, in denen die Atmungsgröße des Tieres vom O_2 -Partialdruck des Mediums weitgehend abhängig ist, erklärt man mit der „Massigkeit“ dieser Organismen. Infolge der zu langen Diffusionsstrecke kann in der Zeiteinheit bei mittlerem Partialdruck nicht so viel Sauerstoff nachdiffundieren, wie maximal verbraucht werden kann. Daher hat jede Änderung der O_2 -Spannung im Medium auch eine Änderung des Sauerstoffverbrauchs zur Folge. Obwohl bei einigen Formen (z. B. Actinien) diese Erklärung sich experimentell stützen ließ¹, müssen bei aufmerksamer Betrachtung des vorliegenden Materials doch Bedenken auftauchen, ob das Problem restlos so einfach gelöst werden kann. Die ziemlich verbreitete Erscheinung, daß auch bei höherem O_2 -Partialdruck im Medium noch eine leichte, aber deutliche Abhängigkeit der Atmungsgröße vom Partialdruck besteht, finden wir ebenso bei verhältnismäßig massigen Tieren ohne respiratorische Hilfsmittel (z. B. *Planaria*²) wie bei wenig massigen Tieren, die noch dazu Haemoglobin besitzen (z. B. *Tubifex*³). Bei manchen Formen (z. B. *Planaria*) wurde beobachtet, daß der O_2 -Verbrauch durch besondere Bedingungen (z. B. Fütterung) nicht unerheblich gesteigert wird; wenn bei der gegebenen O_2 -Spannung des Mediums die Diffusionsmöglichkeit der begrenzende Faktor der Atmungsgröße war, so ist dies schwer verständlich. Schließlich fällt auf, daß hinsichtlich mancher Formen (z. B. Regenwurm) bald Abhängigkeit, bald Unabhängigkeit des O_2 -Verbrauchs vom Partialdruck des Mediums gefunden wurde, ohne daß man mit Sicherheit die einen Angaben für fehlerhaft erklären könnte: es scheint, als ob das gleiche Tier sich verschieden verhalten kann.

¹ HARNISCH, Z. vgl. Physiol. 16 (1932).

² Vgl. u. a. LUND, Biol. Bull. 41 (1921), HYMAN, Physiol. Zool. 2 (1929).

³ DAUSEND, Z. vgl. Physiol. 14 (1931).

Wir wissen, daß viele Tiere in der Erholung nach erzwungener Anaerobiose erheblich gesteigerten O₂-Verbrauch haben, der in der Folge zum Normalwert absinkt. Nun fällt auf, daß die Tiere, die stets die erwähnte leichte Abhängigkeit vom Partialdruck zeigen. Organismen sind, die verhältnismäßig häufig respiratorisch schlechten Medien ausgesetzt sind, oder bei denen eine gewisse Massigkeit den Verdacht auf häufige anaerobe Prozesse nahelegt; bei Formen, an denen grundsätzlich verschiedene Feststellung gemacht wurde, wie beim Regenwurm, könnte Material mit verschiedener Vorgeschichte vorgelegen haben. Somit erscheint es der Untersuchung wert, ob nicht etwa die »normale« oxybiotische Energiegewinnung und der Sauerstoffverbrauch der Erholungsphase verschiedenen Gesetzmäßigkeiten gehorchen. Es ist also vergleichend die Abhängigkeit der Atmungsgröße vom O₂-Partialdruck des Mediums bei Tieren, die sich unter möglichst günstigen respiratorischen Bedingungen befunden haben (kurz = O₂-Tiere) und bei solchen der gleichen Art, die einer Anaerobiose unterworfen waren (kurz = N-Tiere) zu prüfen.

In einer im Druck befindlichen Arbeit⁴ habe ich dies für *Tubifex* durchgeführt. Hier sollen entsprechende Ergebnisse an *Planaria gonocephala* dargestellt und mit denen an *Tubifex* verglichen werden. Wir vergleichen dabei 2 Tierarten, von denen die eine (*Tub.*) wenig, die andere (*Pl.*) erheblich mehr massig ist, die eine (*Tub.*) ein Haemoglobin mit wahrscheinlich ziemlich steiler Dissoziationskurve des Oxyhbs. besitzt, die andere (*Pl.*) keinen respiratorischen Farbstoff hat, und schließlich die eine (*Tub.*) gegen O₂-Mangel ausgesprochen unempfindlich, die andere (*Pl.*) weit empfindlicher ist.

Die Messungen wurden in geschüttelten BARCROFT-WARBURG-schen Manometern vorgenommen. Bezüglich methodischer Einzelheiten muß auf meine im Druck befindliche Arbeit an *Tubifex* verwiesen werden.

Zunächst seien einige allgemeine Angaben über das Verhalten des O₂-Verbrauches der beiden Formen nach vorangehender Anaerobiose gemacht. Setzt man Material beider Arten gleiche kurze Zeit (1,5 Stunden) Stickstoff (mit 0,8% O₂) aus, so zeigt *Tubifex* nur in der ersten Etappe ($\frac{1}{2}$ Stunde) der nachfolgenden Messung unter Luft eine verhältnismäßig geringe Überlegenheit über gleichzeitig gemessenen Wert von O₂-Tieren, schon der nächste Wert gleicht dem Normalwert innerhalb der Fehlergrenzen. *Planaria*

⁴ Z. vgl. Physiol. 22 (1935).

hingegen zeigt im Anfangswert der Erholungsmessung stärkere Erhöhung und diese klingt erheblich langsamer ab: nach 1,5 Stunden ist der »Normalwert« noch nicht erreicht, ja die Überlegenheit ist dann noch größer als bei *Tubifex* in der ersten Etappe. Dieser Gegensatz soll hier nicht näher erläutert werden; in meiner im Druck befindlichen Arbeit habe ich dargelegt, daß die rasche Erledigung der Erholungsatmung bei *Tubifex* wahrscheinlich dem Hämoglobin zu danken ist. Für diese Annahme bietet das Verhalten von *Planaria* eine weitere Stütze. Für uns folgt aus dieser Tatsache, daß wir für das Studium des Charakters des Prozesses der Erholungsatmung bei *Tubifex* wesentlich längere

Anoxybiosedauer wählen müssen, als bei *Planaria*, da diese entsprechend lange Ausdehnung des O₂-Mangels nicht verträgt. Die den in Abb. 1 wiedergegebenen Kurven zugrunde liegenden Werte der Erholungsatmung wurden daher bei *Tubifex* nach 15-20-stündiger, bei *Planaria* nach 1,5stündiger Anaerobiose ermittelt.

Abb. 1 zeigt die Kurven der erhaltenen Durchschnittswerte beider Formen für die verschiedenen geprüften O₂-Spannungen. Für *Tubifex* sind die Kurvenpunkte die Durchschnittswerte der Messungen meiner erwähnten Arbeit, für *Planaria* Durchschnittswerte von je 6-7 Messungen.

1. Die O₂-Tiere.

Die Kurve von *Tubifex* zeigt, daß es durch die Vorbehandlung in respiratorisch günstigem Medium gelungen ist, die leichte Abhängigkeit der Atmungsgröße vom Partialdruck wenigstens bis

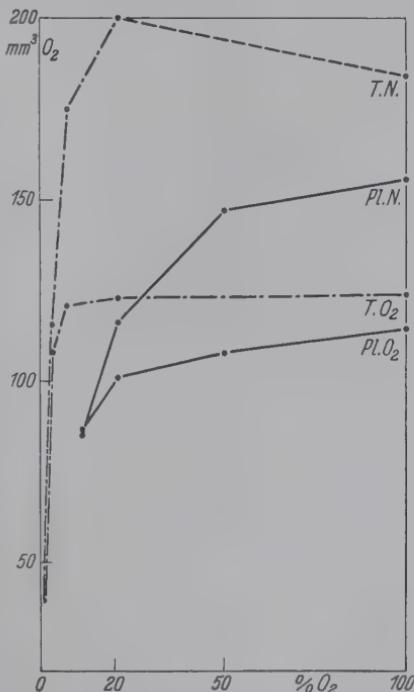


Abb. 1. Kurven des O₂-Verbrauchs von N- und O₂-Tieren bei wechselndem Partialdruck des Mediums. —— = *Tubifex*, —— = *Planaria*. Abszisse: O₂-Gehalt des Mediums in Prozenten einer Atmosphäre. Ordinate: O₂-Verbrauch in Kubikmillimeter pro 1 g Tiergewicht und 1/2 Stunde.

zu etwa 3% einer Atmosphäre hinab auszuschalten; die Kurve gleicht völlig dem, was man von einem so wenig massigen, Haemoglobin besitzenden Tier erwartet. Für *Planaria* gilt dies nicht. Auch bei O₂-Vorbehandlung bleibt eine leichte Abhängigkeit vom Partialdruck erhalten. In den einzelnen Messungen ist diese sehr verschieden ausgeprägt; sie ist nach O₂-Vorbehandlung keineswegs durchweg schwächer als bei ohne diese gemessenen Tieren.

2. Die N-Tiere.

Die Kurven der N-Tiere in Abb. 1 geben für die höheren Partialdrücke, unter denen die Atmungsgröße gerichtet absinkt, nicht das Mittel der Durchschnittswerte der gesamten Erholungsmessung, sondern die Durchschnitte der Anfangswerte wieder; dagegen wird das Mittel der Durchschnittswerte der Gesamtmeßung bei den O₂-Spannungen benutzt, unter denen die Werte regellos schwanken (*Tubifex* 3 und 0,8%, *Planaria* 11% O₂).

Der Grad der Erhöhung des O₂-Verbrauches durch vorangehende Anaerobiose kann bei den beiden Formen nicht verglichen werden, da die Anaerobiosezeit erheblich verschieden ist (siehe oben). Es soll nur die Reaktion der Atmungsgröße auf veränderten O₂-Partialdruck im Medium betrachtet werden.

Tubifex zeigt in der Erholungsatmung bis zu 21% einer Atmosphäre hinauf deutliche Abhängigkeit der O₂-Aufnahme vom Partialdruck. Bei weiterer Steigerung tritt dies nicht mehr in Erscheinung; der Grund hierfür dürfte darin zu suchen sein, daß die Erholungsatmung unter so hohem Partialdruck so rasch erledigt wird, daß der wahre höchste Wert in die durch die Einleitung der Messung verloren gehende Zeit fällt. — Von 3% O₂ im Medium an abwärts ist die Atmung der N-Tiere der der O₂-Tiere nicht mehr wesentlich überlegen.

Bei *Planaria* tritt die Überlegenheit der Atmungsgröße der N-Tiere erst bei etwa 11% O₂ hervor; die Abhängigkeit vom Partialdruck wird besonders durch das Verhalten unter über die der Luft erhöhten O₂-Spannungen deutlich. Unter 100% O₂ erscheint die Erhöhung verhältnismäßig geringer, ja in einer der für die Durchschnittsberechnung verwandten Messungen war der Wert unter 100% O₂ dem unter 50% etwas unterlegen (doch dem unter Luft erheblich überlegen); dies dürfte sicher durch das raschere Absinken der Größe der Erholungsatmung in der Messung unter 100% O₂ zu erklären sein, infolgedessen der wahre höchste Wert nicht erfaßt wurde (Messungstemperatur sonst = 18° C. in diesem Fall = 23° C.).

Für *Tubifex* wie *Planaria* gilt, daß die Abhängigkeit der Größenordnung der Erholungssatzung vom O₂-Partialdruck des Mediums in der Geschwindigkeit zutage tritt, mit der die nach Anaerobiose bestehende »Sauerstoffschuld« beglichen wird. Wenn dies bei *Tubifex* vorwiegend bei mittleren, bei *Planaria* bei höheren Partialdrucken deutlich wird, so liegt die Vermutung nahe, daß der Grund hierfür in der Überlegenheit der respiratorischen Mechanismen von *Tubifex* (geringe Massigkeit, Hämoglobinbesitz) zu suchen ist.

Als wichtigstes Ergebnis sei festgestellt, daß bei unsren Objekten der O₂-Verbrauch unter respiratorisch günstigen Bedingungen gehaltener Tiere bei mittleren und höheren O₂-Spannungen vom Partialdruck des Mediums unabhängig (*Tubifex*) oder nur in geringem Maße abhängig (*Planaria*), nach vorangeghender Anoxybiose hingegen deutlich abhängig ist. Da mit Recht in der prinzipiellen Unabhängigkeit der Größenordnung vom O₂-Partialdruck des Mediums ein wichtiger Charakterzug der oxybiotischen Energiegewinnung erkannt wird, verlangt der gefundene Gegensatz eine Diskussion. Es bestehen m. E. zwei Gruppen von Erklärungsmöglichkeiten: 1. kann angenommen werden, daß durch die vorangegangene Anoxybiose eine so fundamentale Umstellung des inneren Milieus erfolgt ist, daß die bisherigen Gesetzmäßigkeiten der oxybiotischen Energiegewinnung nicht mehr gelten, bis der normale Zustand hergestellt ist. 2. kann der Standpunkt eingenommen werden, daß diese Tiere über zwei Gruppen oxybiotischer Prozesse verfügen; über die Größenordnung der einen hätte die Zelle, über die der anderen der O₂-Partialdruck des Mediums das Pramat.

Bindender Entscheid zwischen beiden Auffassungen ist noch nicht möglich. Ohne zwingende experimentelle Gründe kann ich mich jedoch nicht zur Annahme einer fundamentalen Umstellung des Organismus entschließen. Daher nehme ich — wie in meiner *Tubifex*-Arbeit — an, daß wir 2 Gruppen oxybiotischer Prozesse zu unterscheiden haben: 1. die »normale« oxybiotische Energiegewinnung, deren Größenordnung vom O₂-Partialdruck unabhängig ist; ich habe sie als »primäre Oxybiose« bezeichnet. 2. nach Anoxybiose auftretende, zusätzliche Erholungssatzung, deren Größenordnung vom O₂-Partialdruck bestimmt ist; von mir »sekundäre Oxybiose« genannt.

Eine Schwierigkeit für meine Auffassung könnte man im Verhalten der O₂-Tiere von *Planaria* erblicken. Sie zeigen nur Ver-

minderung, nicht Ausschaltung der Abhängigkeit der Atmungsgröße vom O_2 -Partialdruck. Es ist aber denkbar, daß in tiefen Gewebsschichten des massigen Tiers stets anaerob Energie gewonnen wird, oder auch daß die von Wirbeltiergeweben bekannte aerobe Glykolyse vorliegt. Beides würde ständige, vom O_2 -Partialdruck abhängige sekundär-oxybiotische Prozesse zur Folge haben. Dies wird noch durch besondere Untersuchungen zu prüfen sein.

Die experimentelle Basis für die von mir vorgeschlagene Analyse des O_2 -Verbrauchs erscheint vorläufig etwas schmal: *Tubifex*, *Planaria* und (nach meinen früheren Arbeiten) der gesamte O_2 -Verbrauch einiger Endoparasiten. Zukünftige, z. T. schon angebahnte Untersuchungen müssen sie erweitern. Ich weiß bereits, daß das Problem vielfach nicht so einfach, wie hier geschildert, gelagert ist; trotzdem bin ich überzeugt, daß die Scheidung von primärer und sekundärer Oxybiose sich als fruchtbar erweisen wird. Wenn dies klargestellt sein wird, wird die nähere Kennzeichnung des Wesens beider Arten von Oxybiose zu leisten sein.

Ein kleiner Schritt in dieser Richtung konnte bereits getan werden: während der Erholungsatmung zeigen *Tubifex* und *Planaria* ähnlich wie die Endoparasiten in ihrem gesamten Gaswechsel auffallend geringen respiratorischen Quotienten. Es muß freilich vorläufig dahingestellt bleiben, ob dies mehr als ein äußerliches Merkmal der sekundären Oxybiose ist; denn es ist nach dem vorliegenden Tatsachenmaterial ebensogut denkbar, daß infolge der während der Anaerobiose entstandenen Säuren CO_2 -Retention statthat, wie daß die sekundäre Oxybiose mit an sich sehr geringem RQ arbeitet.

Diskussion: Prof. HARTMANN, Prof. ARNDT, Prof. FISCHER.

9. Herr Prof. Dr. W. WUNDER (Breslau):

Das Verhalten von Knochenfischen beim Auschlüpfen aus dem Ei und in den ersten Lebenstagen.

Gemeinsam mit Fräulein cand. phil. SEILER stellte ich in den letzten beiden Jahren Beobachtungen an Eiern und frischgeschlüpften jungen Tieren des Karpfens an, über welche berichtet werden soll.

Die Eier haben eine klebrige Schale, mit der sie an Gras, Moos u. dgl. festhaften und an der sich vielfach auch Steinchen,

Algenfäden und Schmutzteilchen finden. Die Eihülle ist so durchsichtig, daß man sehr schön das Verhalten der Embryonen beim Ausschlüpfen beobachten kann.

Es sollte zunächst festgestellt werden, in welcher Weise die kleinen Karpfen die Eihülle sprengen. Das Fischchen liegt so im Ei, daß sein Körper $1\frac{1}{2}$ Windungen beschreibt, d. h. das Schwänzchen überlagert den kreisförmig zusammengebogenen Körper.

Das Schwänzchen führt nun ziemlich regelmäßig Zuckbewegungen aus. Etwa einen Tag vor dem Schlüpfen beobachteten wir pro Minute durchschnittlich drei bis vier Bewegungen. Kurz vor dem Schlüpfen waren etwa zehn Schwanzbewegungen in der Minute festzustellen. Bei einer einfachen derartigen Schwanzbewegung verändert der übrige Körper gar nicht seine Lage.

Es kommen nun aber auch im Anschluß an kräftige Schwanzbewegungen Lageveränderungen des Fischkörpers vor, wobei jedesmal um ein kurzes Stück der Kopf des Karpfens innerhalb der Eischale herumgeschoben wird. So wurde z. B. bei 17°C Wassertemperatur einige Stunden vor dem Schlüpfen in acht Minuten eine Drehung um 360° durchgeführt, wobei sieben Ruckbewegungen und 24 Schwanzzuckungen zu beobachten waren. Nach einer Ruckbewegung tritt gewöhnlich eine längere Pause bis zur nächsten Schwanzzuckung auf. Meistens erfolgen die Ruckbewegungen nach vorwärts, d. h. in Kopfrichtung. Es kommt aber auch gelegentlich eine Ruckbewegung nach rückwärts vor.

Eine weitere Form der Bewegung des Fischchens innerhalb der Eischale ist gewöhnlich frühestens einen Tag vor dem Schlüpfen beim Karpfen zu beobachten. Es handelt sich um die Schnellbewegung. Der aufgerollt in der Eischale liegende Körper versucht sich plötzlich in die Länge zu strecken. Dabei dehnt sich die elastische Eihülle vorübergehend aus. Dann schnellt aber der Fischkörper nach der anderen Seite herum und bleibt wiederum zusammengekrümmt innerhalb der beengenden Hülle liegen.

Die Schnellbewegungen bedeuten für das Fischchen außergewöhnlich starke Anstrengungen. Es treten danach gewöhnlich längere Ruhepausen ein, in denen sich die Tiere wieder erholen. Nach dem Zeitpunkt des Schlüpfens zu nehmen die Schnellbewegungen gewöhnlich an Häufigkeit zu. Etwa zwei Stunden vor dem Ausschlüpfen wurde beobachtet, daß je eine Schnellbewegung auftrat zunächst alle 10 Minuten, dann alle 5 Minuten,

dann betrug der Abstand schließlich 30 Sekunden und 15 Sekunden. Es sah so aus, als ob das Fischchen auf einmal wild geworden wäre und unter allen Umständen die Eischale sprengen wollte. Dies gelang jedoch nicht auf einen Schlag und ermattet blieb dann das Tier 7 Minuten ruhig liegen. Nach dieser Erholungspause traten dann wieder immer rascher aufeinander folgende Schnellbewegungen auf.

Während der Schnellbewegungen beobachten wir nicht nur außerordentliche Gestaltsveränderungen der elastischen Eischale, sondern wir erkennen auch, daß das Ei offenbar durch Wasseraufnahme größer und durchsichtiger wird. Das Ei ist vorher rund und hat einen Durchmesser von 1,6 mm. Nach längerer Einwirkung von Schnellbewegungen nimmt das Ei des Karpfens ovale Form an und zeigt vielfach einen größten Durchmesser von 1,8 mm und darüber.

Meistens erst wenige Minuten vor dem Ausschlüpfen der Tiere aus dem Ei tritt noch eine letzte Art der Bewegung auf. Es ist dies die Zitterbewegung. Die Fischchen stemmen sich dabei im Innern der Eihülle langsam unter eigentümlichen zitternden Muskelkontraktionen in die Länge und versuchen die stark dehbare Eischale zu sprengen.

Die Eischale ist nun außerordentlich widerstandsfähig und sie gibt nicht ohne weiteres den Anstrengungen des Fischchens nach. Ich habe gemessen, welches Gewicht ein Karpfenei erträgt, bevor es zerplatzt, indem ich einfach auf ein Deckgläschen über dem Ei Gewichte auflegte. Ein einzelnes Karpfenei ertrug eine Belastung von 70–100 g. Es ist also durchaus verständlich, daß ein Fischchen außerordentliche Anstrengungen machen muß, um die widerstandsfähige Eihülle zu sprengen.

Wie schlüpft nun das Fischchen? Nach der Beobachtung des Schlüpfens und nach der Form der leeren Eihüllen müssen wir folgende Möglichkeiten annehmen:

1. Während der kräftigen Schnell- oder krampfhaften Zitterbewegungen buchtet sich die Eihülle oft an einer Stelle vor und sie kann dann plötzlich an einer ausgebeulten Stelle austanzen.

2. Es kommt aber auch vor, daß eine Eihülle eine spaltförmige Öffnung mit scharfem Rand bekommt, welche aufklappt und das Fischchen austreten läßt.

3. Dann wurde beobachtet, daß an der Eihülle ein großes Loch mit scharfem Rand herausbrechen kann.

4. Schließlich konnte festgestellt werden, daß die Eihülle manchmal völlig zerfetzt herumhängt.

Es wurden 100 Eischalen frisch geschlüpfter Karpfen mit folgendem Ergebnis geprüft:

Beule vorgebuchtet	Spaltöffnung	Loch heraus- gebrochen	völlig zerfetzt
4%	43%	36%	17%

Wahrscheinlich ist die verschiedene Art der Sprengung der Eischale so verständlich, daß sie vor stärkerem Wasserdurchtritt in das Ei spröde ist und infolgedessen mit scharfen Rändern bricht, während sie später elastisch und stark dehnbar wird und dann ausfranst.

Vor einiger Zeit hat man sich in der Aquarienliteratur darüber gestritten, ob Kopf- oder Steißgeburt bei lebendig gebärenden Fischen erfolgt. Der Streit wurde dann dahingehend entschieden, daß beides vorkommt. Auch die kleinen Karpfen schlüpfen bald mit dem Kopf, bald mit dem Schwanz voran aus dem Ei, wenn auch offenbar häufiger der Kopf vorausgeht. Für das Fischchen ist die Lage jedenfalls unangenehmer, wenn der Kopf erst nachträglich die Eihülle verläßt.

Nach dem Sprengen der Eihülle bleibt der kleine Karpfen gewöhnlich noch einige Minuten in ausgestrecktem Zustand in Verbindung mit der Eihülle ermattet liegen. Ging der Kopf voran, so befreit sich der Fisch dann leicht durch eine rasche Schwimmbewegung aus der Eischale. Ging jedoch der Schwanz voran, so macht das vollständige Verlassen der Eihülle Schwierigkeiten. Das Tier klebt nämlich dann mit dem Kopf im Innern der Eischale fest. Es dauert oft einige Minuten, bis sich das Fischchen losgerissen und völlig aus der Eischale befreit hat.

Beim Abtasten der Körperoberfläche des kleinen Karpfens mit einem Haar stellen wir unter der Lupe fest, daß rechts und links vom Mälchen Klebdrüsen vorhanden sind. Diese treten offenbar erst bei Wasserzutritt in Tätigkeit. Das Haar haftet nicht nur an diesen Stellen am Fischkörper, sondern wir können einen ganz dünnen bis $\frac{1}{2}$ cm langen Schleimfaden ausziehen, an dem hängend das Fischchen der Bewegung des Haares folgt wie bei dem Kinderspielzeug ein künstlicher Fisch dem Magneten.

Der tiefere biologische Sinn ist nun folgender:

Die aus dem Ei schlüpfenden Fischchen sind negativ phototaktisch. Ihre Schwimmblase ist noch nicht mit Gas gefüllt und

sie sinken infolge ihrer Schwere mit dem Kopf schräg voran nach unten und treffen dabei wohl meistens mit der Mundgegend auf Pflanzenblätter auf, an denen sie festkleben und in der Regel den ganzen ersten Tag über fast ohne Bewegung hängen bleiben. Sie sind so vor Licht und Schädigungen geschützt in der Tiefe und sie können auch von der Wasserströmung nicht ohne weiteres mitgerissen werden.

K. E. VON BAER beobachtete als erster im Jahre 1835, daß kleine Weißfische einige Tage nach dem Schlüpfen ihre Schwimmblase an der Wasseroberfläche zum ersten Male mit Luft füllen. 1928 hat Freiherr VON LEDEBUR bei der Bachforelle, beim Karpfen, bei Stichlingen und bei zwei verschiedenen Zierfischarten genauere Beobachtungen über die erste Füllung der Schwimmblase mit Luft angestellt. Unsere in den letzten beiden Jahren durchgeföhrten Untersuchungen beim Karpfen führen uns zu einer vollen Bestätigung der Angaben VON LEDEBURNS. Wir konnten noch einige ergänzende Beobachtungen machen.

Bei 17° C Wassertemperatur fand beim Karpfen die Füllung der Schwimmblase erst am zweiten Tag nach dem Schlüpfen statt. Zu dieser Zeit hatten die Fischchen das Bestreben an die Wasseroberfläche zu kommen auch dann, wenn man sie in 50–80 cm hoch mit Wasser gefüllten Röhren hielt. In der Hauptsache wird die Schwimmbewegung nach oben durch negative Geotaxis ausgelöst. Sie erfolgt auch im Dunkeln und auch in einer oben und unten offenen Kapillare, in der Sauerstoff auch unten freien Zutritt hat. Die Fischchen sind nun vor der Füllung der Schwimmblase so schwer, daß sie mit dem Kopf voran zu Boden sinken, sobald sie mit der Schwimmbewegung aufhören. Bauchflossen fehlen noch. Die Brustflossen führen zwar zitternde Bewegungen aus, doch ist es in der Hauptsache die Schlangelbewegung des ganzen Körpers, die den Karpfen nach oben treibt. Er kann nun trotz größter Anstrengung meist nur 5–10 cm Höhenunterschied auf einmal in mühseliger Weise überwinden. Sobald die Schwimmbewegung aufhört, sinkt der Fisch wieder mit dem Kopf voran abwärts. Er würde nun sein Ziel nie erreichen, wenn nicht noch besondere Einrichtungen getroffen wären.

Am Anfang des zweiten Tages nach dem Schlüpfen sind noch die Klebdrüsen etwas in Tätigkeit. Das Fischchen fällt nicht zufällig auf die Pflanzen auf, an denen es festklebt, sondern es sucht sie direkt in der Umgebung ebenso wie die Wand der Glasröhre auf. An der Wand der Glasröhre kann man durch Drehen leicht

nachweisen, daß anfangs noch ein Schleimfaden gebildet wird, an dem das Fischchen hängt und von dem es sich immer erst zu neuem Hochschwimmen nach einer Ruhepause losreißen muß. Allmählich hört nun die Klebewirkung der Drüsen in der Mitte oder am Ende des zweiten Tages nach dem Schlüpfen auf. Dann saugt sich der Fisch mit seinem Mäulchen an Gegenständen in seiner Umgebung fest, oder er packt mit Ober- und Unterkiefer kräftig zu. Er überwindet also stufenweise den Höhenunterschied und dringt langsam zur Wasseroberfläche vor, indem er immer wieder Ruhepausen einschaltet.

Die Aufnahme der Luft an der Wasseroberfläche ist nun deshalb besonders schwierig, weil dabei das Fischchen die Oberflächenspannung überwinden mußt. Der kleine Karpfen muß mit geöffnetem Mäulchen über die Wasseroberfläche vorstoßen und kann nur dann ein Luftbläschen im Mundraum zurückhalten. Dies glückt oft erst nach vielen vergeblichen Versuchen. Ist das Luftbläschen aufgenommen, so sinkt gewöhnlich das Fischchen völlig ermattet wieder ganz zu Boden. Es rollt nun unter eigenartigen »Kaubewegungen« das Luftbläschen in der Mundhöhle umher und preßt es schließlich durch den engen Gang in die Schwimmblase. Dann schwimmt es aufs neue stufenweise zur Wasseroberfläche und nimmt ein zweites und schließlich ein drittes und vierstes Luftbläschen in der gleichen mühseligen Weise auf. Es dauert nicht nur stundenlang, sondern vielfach länger als einen Tag, bis die Schwimmblase völlig gefüllt ist und der kleine Karpfen ohne Kraftanstrengung waagrecht im Wasser steht.

Dann erst kann er frei und sicher umherschwimmen und lebende Beute erjagen.

Diskussion: Prof. v. FRISCH, Geh. Rat Prof. SPEMANN, Prof. KOEHLER.

10. Herr Dr. WOLF HERRE (Halle a. S.):

Hypophysenimplantationen bei Marmormolchlarven.

(Mit 4 Abbildungen.)

Der innersekretorische Apparat hat sich erwiesen als ein wichtiger Regulator, der stärker als irgendein Umweltfaktor verändernd auf das Gesamtgefüge des Organismus einzuwirken vermag. Aber so sicher auch die Tatsache ist, daß dem innersekretorischen System eine bedeutsame Mittlerrolle im Organis-

mus zukommt, so umstritten sind auch noch die meisten Fragen der spezifischen morphogenetischen Wirkung der Hormone. Wohl stark beeinflußt von Erfahrungen der Humanpathologie, daß gewisse Krankheitserscheinungen mit Veränderungen innersekretorischer Drüsen in Zusammenhang stehen und im Hinblick auf die Tatsache, daß gewisse Formbesonderheiten von Haustieren an solche Krankheitsbilder erinnern und als erbliche Merkmale auftreten, sind allgemeinere Vorstellungen über Beziehungen zwischen Hormonen und Artbild entwickelt worden. Man erkannte einem verschiedenen Mischungsverhältnis der Hormone einen hervorragenden Anteil am Zustandekommen der Art- und Rassemerkmale zu.

Vergleicht man die verschiedenen Arbeiten, die solchen Gedankengängen nachgehen, es sei hier nur an ADAMETZ (1924), CREW (1924), LUSH (1930), STOCKARD (1932) und in neuester Zeit VETULANI und SCHULZE (1934) erinnert, so kann man feststellen, daß das zugrunde liegende Material nicht immer kritischer Betrachtung standhalten kann. Abgesehen davon, daß die individuelle und artliche Schwankung selten hinreichend berücksichtigt wurde, ist es von grundsätzlicher Bedeutung, ob verschiedene Größe der innersekretorischen Drüsen und Verschiebungen im Aufbau nicht als sekundäre Erscheinungen aufgefaßt werden müssen, welche die morphologischen Änderungen nicht bedingen. KLATT (1934) fand z. B. bei einseitiger Ernährung von Molchen eine starke Beeinflussung der Körperform. Daneben konnte bei diesen Tieren eine beträchtliche Hypophysenvergrößerung nachgewiesen werden (KROHN 1930). Es lag nahe, diese Hypophysenveränderungen für die verschiedene Körperfertaltung verantwortlich zu machen. Nach Hypophysenextirpation rief die einseitige Ernährung aber die gleichen morphologischen Veränderungen hervor. Die Stoffwechseländerung ist in diesem Fall das Ausschlaggebende. Die Hypophysenhormone erwiesen sich hier für die Körperfertaltung als bedeutungslos. So fehlt es auch nicht an Forschern, die in der Heranziehung hormonaler Bedingtheiten zur Erklärung der Rasse- und Artbildung nur eine unnötige Komplikation sehen und sich solchen Gedankengängen gegenüber ablehnend verhalten.

Um die Frage der Bedeutung der Hormone an dem Zustandekommen der Artmerkmale — ein Problem, das von theoretischem Interesse ist und von praktischer Bedeutung werden kann — exakter beurteilen zu können, müssen zielpreußte Experimente

einsetzen, die bisher nur in geringem Umfange vorhanden sind. Zunächst liegt es nahe, Exstirpationsversuche durchzuführen, wie es auch KLATT (1931, 1933) getan hat. Diese Untersuchungen haben außerordentlich wertvolle Ergebnisse über die Hormone und ihre Wirkungsweise gebracht. Sie lassen auch bereits Ansätze zur Beantwortung der Frage nach ihrem rassegestaltenden Einfluß, also dem zoologisch bedeutsamsten Problem, erkennen. Hypophysektomierte *Tr. cristatus carnifex*, bei denen die Hypophyse unvollständig entfernt war, zeigten z. B. in Versuchen KLATTS nach der Verwandlung ein Aussehen, welches bei *Tr. cristatus karelinae* zu diesem Zeitpunkt die Norm ist.

Die Exstirpation stellt aber einen sehr schweren Eingriff in den Organismus dar. Es erschien ratsam, jugendliche Individuen im Überschuß mit möglichst arteigenen Hormonen zu versehen und damit die Exstirpationsexperimente zu ergänzen. Fortschreitende Erkenntnis hat immer deutlicher gemacht, daß die Hypophyse zu fast allen anderen innersekretorischen Drüsen in enger Korrelation steht. Ich habe daher in diesem Jahre im größeren Umfange Implantationen von Hypophysen erwachsener Molche in normale Molchlarven vorgenommen. Die Versuche sind noch nicht abgeschlossen. Mir erscheinen aber einige Punkte wert, bereits mitgeteilt zu werden; sie deuten gerade für das Problem der Beziehung zwischen Hormonen und Artbild interessante Zusammenhänge an.

Von einem aus Spanien frisch importierten Pärchen *Triturus marmoratus* Latr., welches im März reichliche Eier abgelegt hatte, hatten sich bis Ende April 35 Larven zu einer durchschnittlichen Länge von 20 mm entwickelt. Diese Larven wurden isoliert, numeriert und die mit ungeraden Zahlen zur Implantation vorgesehen, während die geradzahligen als Kontrolltiere unbehandelt blieben. Am 7.5. wurden den durchschnittlich 26 mm großen Larven ganze Hypophysen — je 2–4 Stück — erwachsener Molche implantiert. In Anbetracht der Kosten konnten in dieser Versuchsreihe keine homoplastischen Einpflanzungen vorgenommen werden. Aber es wurden Vertreter der gleichen Gattung ausgewählt und Hypophysen von *Tr. vulgaris*, *palmatus*, *alpestris* und *cristatus* implantiert. In der Wirkung waren zwischen den verschiedenen Arten keine Unterschiede zu bemerken. In einer anderen Versuchsreihe mit einer Unterart des *Tr. cristatus*, über die ich hier noch nicht berichten will, gleichen sich bisher auch artgleiche und gattungsverschiedene Implantationen. In meist

14-tägigem Abstand wurden die Implantationen noch dreimal wiederholt und dafür Sorge getragen, daß jedesmal nach Möglichkeit die Hypophysen derselben Art und desselben Geschlechtes zur Einpflanzung kamen. Diese wurden in die Bauchhöhle eingeführt und möglichst weit in diese hineingeschoben. Der Wundverschluß erfolgt sehr rasch; die Tiere fressen bereits wenige Augenblicke nach der Operation. Verluste durch diese sind im allgemeinen spärlich.

Die Wachstumskurve der Kontrolltiere steigt gleichmäßig an. Bei einer durchschnittlichen Körperlänge von 44 mm kommt das Wachstum zum Stillstand, die Metamorphose setzt ein und macht sich in einer geringen Abnahme der Körperlänge bemerkbar. In der Zeit vom 11.–17. 6. verließen die Kontrolltiere das Wasser — nur 1 Tier erst am 26. 6. — nachdem sie sich zuvor 2–3 mal in meist dreitägigem Abstand häuteten. Die Tiere der Versuchsgruppe zeigten zunächst eine sehr wenig geringere Wachstumszunahme als die Kontrollen. Nach der ersten Implantation kam es zu einer geringen Wachstumshemmung, die sich aber nach 4 Tagen ausgeglichen hatte und nun verläuft die Wachstumskurve der Kontrolltiere parallel. Spätere Implantationen blieben ohne Einfluß auf das Wachstum. Zur Zeit, in der die Kontrolltiere die Metamorphose begannen und ihr Wachstum einstellten, geht das der implantierten noch gleichmäßig weiter. Am 6. 7. sind die Tiere noch alle im Wasser. Die durchschnittliche Körperlänge beträgt 54 mm. Bei dieser Körpergröße gehen die Tiere in der Zeit vom 25. 7. — 6. 8. an Land. Die Verwandlung hat eingesetzt, sie tut sich kund in einer Reduktion der Kiemen, des Flossenbaumes und bei einigen Tieren in Herabsetzung der Wachstumsrate. Sie ist bei den verschiedenen Tieren verschieden weit fortgeschritten und verläuft in ihren Einzelphasen langsamer als bei Kontrolltieren. Am deutlichsten tritt dies in der Aufeinanderfolge der Häutungen zutage; so erfolgte bei M. 17 erst 13 Tage nach der ersten die zweite Häutung.

Die Hypophysenimplantation bewirkt also größere Larven, aber die Körpergrößenzunahme ist nicht zurückzuführen auf eine durch Hormonüberschuß, etwa des Vorderlappenhormons, bedingte Intensivierung des Wachstums, sondern auf eine im Gefolge der Metamorphoseverzögerung eintretende Verlängerung der Larvenzeit.

Die Metamorphoseverzögerung ist sehr bemerkenswert. Seit den Versuchen GUDERNATSCHS wissen wir, daß der Schilddrüse

ein wesentlicher Anteil am Zustandekommen der Verwandlung zuzuerkennen ist. Doch neben der Schilddrüse ist die Hypophyse bedeutungsvoll. Exstirpation dieser Drüse unterdrückt die Verwandlung; denn die Schilddrüse bleibt klein und kolloidarm (TRENDELENBURG 1929). Die Versuche KLATTS haben gezeigt, daß Hypophysenimplantationen in hypophysektomierte Tiere die Verwandlung auszulösen vermögen. Nach diesen Erfahrungen erschien es denkbar, daß durch die Hypophyseneinpflanzung in Larven ein Anreiz auf die Schilddrüsenentwicklung ausgeübt würde, der sich dann in schnellerer Verwandlung ausgewirkt hätte. Es trat jedoch eine Verzögerung der Metamorphose ein. Das überschüssige Hormon der Hypophyse scheint auf die noch gering entwickelte Schilddrüse nicht stark fördernd einwirken zu können, da deren Reaktionsbereitschaft noch nicht vorhanden zu sein scheint. Die Verzögerung der Metamorphose kann vielleicht so gedeutet werden, daß durch den Hypophysenhormonüberschuß der Körper so beeinflußt ist, daß die Reizschwelle für die Wirkung des Schilddrüsenhormons erhöht wurde und eine größere Menge dieses Hormons, die erst nach längerem Wachstum gebildet werden kann, zur Auslösung der Verwandlung erforderlich wird. Im Schrifttum liegen verschiedene und sich widersprechende Angaben über die Beeinflussung der Metamorphose durch Hypophyse und Schilddrüse vor. Diese werden vielleicht bei Berücksichtigung der unterschiedlichen Reaktionsbereitschaft der Körper infolge verschiedenen Entwicklungszustandes eine einheitliche Klärung finden.

Der Farbwechsel der Amphibien ist bekanntlich rein hormonal bedingt, und von den Regulatoren des Farbkleides ist den Hormonen der Hypophyse der größte Einfluß zuzuschreiben. Für das Zustandekommen der Molchzeichnung scheint die Anwesenheit von Hypophysenhormonen erforderlich zu sein (KLATT 1933). Auch bei den Implantationsversuchen traten die ersten augenfälligsten Veränderungen im Farbkleid zutage. — Die frisch geschlüpften Larven des Marmormolches zeichnen sich, wie auch BEDRIAGA (1896) angibt, durch eine oberseits gelbgrüne Färbung aus, in der schwarzes Pigment in Seitenstreifen angeordnet ist. Mit zunehmendem Alter nimmt die relative Dichte des schwarzen Farbstoffes ab. Er ist manchmal nur noch in Spuren vorhanden; die Tiere zeigen eine hell- bis dunkelgelbe Grundfarbe, in der fein verteilt kleine Melanophoren angeordnet sind. Bis zu einer Länge von 40 mm sind am Körper irgendwelche größere

schwarze Flecke selten zu beobachten. Nur am Schwanzsaum sind sie regelmäßig vorhanden. Erst bei höherer Körpergröße, mit als erstes Anzeichen beginnender Verwandlung, treten etwas größere schwarze Flecke auf. Gleichzeitig zeigen sich graugelbe oder braungraue Bezirke, die immer mehr ins grünliche übergehen. Je mehr sich das Tier dem Ende der Larvenzeit nähert, um so ausgedehnter und grüner werden die Rückenflächen, so daß bei der Verwandlung die Oberseite in einem hellen Giftgrün erscheint, in dem einige dunkle Flecke unregelmäßig angeordnet sind.

Schon einige Zeit vor der Verwandlung ist diese Molchzeichnung ausgeprägt. Mit fortschreitender Erniedrigung des Rückensaumes wird eine rötliche Mittellinie sichtbar, die beim An-Land-Gehen als ziegelrot bezeichnet werden kann. Die grüne Färbung reicht annähernd bis zur Mitte der Flanken, dann geht sie in ein Braun, welches zwischen hell- bis fast schwarzbraun schwanken kann, über. An Flanken und Unterkiefer sind zahlreiche weiße Tüpfel vorhanden. Die Unterseite erscheint, auch darin kann ich BEDRIAGA zustimmen, immer sehr hell. Zunächst ist sie fast weiß; bei manchen Tieren bleibt dieser Farbton bis zur Verwandlung erhalten. Bei anderen nimmt die Unterseite einen schwach metallischen, sehr schwach goldenen Schimmer an. Selten sind schattenhaft dunklere Flecke auf der Bauchseite angedeutet.



Abb. 1. *Triturus marmoratus*. Seitlich. Links M 8 normal, rechts M 27 implantiert.
Aufgenommen 27. 5. 35.

Durch die Implantationen wird dieses Erscheinungsbild weitgehend beeinflußt. Die unregelmäßig verteilten feinen Melanophoren werden nach der Einpflanzung sehr stark ausgebreitet, so daß die Tiere wesentlich dunkler als die unbehandelten Ge-

schwister erscheinen. Der Verdunklungsvorgang schreitet fort; es werden die Schwarzzellen vermehrt und der allgemeine Grundton verdunkelt. Die Tiere erscheinen fast ausnahmslos oberseits vollkommen tiefschwarz, und die Pigmentierung erstreckt sich bedeutend weiter bauchwärts als bei den Kontrollen. Diese einheitlich dunkle Färbung erhält sich bis zu einer Körperlänge von annähernd 45 mm. Dann werden, zunächst bei günstiger Belichtung sichtbar, dunkelbraune Flecke auf der Oberseite bemerkenswert. Allmählich geht dieses Braungrau in ein tiefdunkles Olivgrün über. Bei den Tieren, bei denen dieser Farbton besonders dunkel ist, scheint sich auch die Größe der Flecke verändert zu haben. Sie erreichen nie die Rückenmitte. Der übrige Körper zeigt auf Rücken und Flanken einheitlich dunkle Färbung. Die Rückenlinie verliert ihr kräftiges Rot und wird bräunlich. Manchmal ist sie nur noch vorn zu erkennen. Zahl und Anordnung der weißen Tüpfel auf Flanken und Kehle wird nicht beeinflußt.

Besonders bemerkenswert sind die Veränderungen auf der Unterseite. Bald nach der Implantation nimmt diese bei fast allen Tieren ein berußtes Aussehen an. Die Kehle, bei normalen Tieren nur selten schattenhaft gezeichnet, wird im allgemeinen tiefschwarz. Der Bauch erhält mehr und mehr deutlich umgrenzte schwarze Flecke, die bei M. 17 nur noch enge helle Flächen freilassen. Es wird also durch die Hypophysenimplantation eine beim normalen Tier höchstens spärlichst angedeutete Eigenschaft zur Entfaltung gebracht. Die restlichen hellen Stellen der Bauchfläche neigen weiter zu einer Verstärkung des gelblich-metallischen Schimmers, so daß bei einigen Tieren fast von einem orange-



Abb. 2. *Triturus marmoratus* von unten.
Links M 8 normal, rechts M 27 implantiert.
Aufgenommen 27. 5. 1935.

getönten Bauch gesprochen werden kann. Ein Farbton, den ich bei normalen Tieren nie beobachten konnte.

Was nun die Beeinflussung der Körperform anbetrifft, so möchte ich über diesen Punkt noch keine bestimmten Angaben machen. — In meinen Aufzeichnungen habe ich oft bei den Implantierten die schlankere Körperform hervorgehoben. Aber die veränderte Farbe kann eine subjektive Täuschung begünstigen. Es ist mir jedoch wahrscheinlich, daß die Kopfform durch die Implantation eine Veränderung erfahren hat. Die Tiere erscheinen breit- und hochköpfiger und in der Partie vor den Augen verändert.



Abb. 3. *Triturus marmoratus* von unten.
Links M 15 implantiert, rechts M 17 implantiert.
Aufgenommen 4. 6. 1935.

Fassen wir die bisherigen Ergebnisse der Hypophysenimplantation bei Marmormolchlarven zusammen, so kann festgestellt werden, daß die Implantation eine starke Beeinflussung des Farbkleides und

über Verlängerung der Larvenzeit eine Erhöhung der Körpergröße bei der Verwandlung im Gefolge hat.

Die Vermehrung der Melanophoren, das Auftreten von Bauchflecken und orange Tönung auf der Unterseite sind sehr wichtig zur Beurteilung der Wirkungsweise. Gerade für die Intensität des gelben und roten Farbstoffes, der ja auf Carotine zurückgeht, ist die Beteiligung des Stoffwechsels bekannt. Auch für die Schwarzellen scheinen ähnliche Bindungen von Wichtigkeit zu sein. GIERSBERG (1934) hat in seinem Referat über die Physiologie des Farbwechsels auf die Zusammenhänge von Melaninbildung und Zellstoffwechsel hingewiesen und GRAUPNER hat wahrscheinlich gemacht, daß erhöhter Zellstoffwechsel eine Bedingung zur

Melaninbildung ist. Die Hormone wirken ja bei Amphibien direkt auf die Zellen; sie scheinen deren Stoffwechsel zu erhöhen, und so werden Potenzen aktiviert, die normalerweise beim Marmormolch latent bleiben. Es würde also der Gedanke nahegelegt, daß durch die Wirkung des überschüssigen Hormons eine Beeinflussung der Stoffwechselvorgänge eintritt, wodurch die Änderungen im Erscheinungsbild hervorgerufen werden.

Dies gibt Veranlassung zu Gedankengängen über die Bedeutung von Hormonen für die Artbildung. Dazu ist eine kurze Be trachtung der verwandtschaftlichen Verhältnisse des Marmormolches erforderlich. — *Triturus marmoratus* Latr. steht in enger stammesgeschichtlicher Beziehung zum Kammolch *Triturus cristatus* Laur. Beide Arten müssen heute als selbständig aufgefaßt werden, obgleich sie noch fruchtbare Bastarde miteinander liefern. Sie werden aus einer gemeinsamen Stammform hervorgegangen sein, deren einheitliches Verbreitungsgebiet, wie ich früher (HERRE 1935) dargelegt habe, wohl im Eozän zerrissen wurde, worauf eine weitgehende morphologische Änderung der auf das westliche Gebiet verschlagenen Tiere eintrat. Ungünstigere klimatische Verhältnisse scheinen in jenen Gegenden vorhanden gewesen zu sein; sie haben sich in einer Verminderung der Körpergröße, bei welcher die Verwandlung vollzogen wird, einer Verkürzung der Larvenzeit, einer Verminderung der Melaninbildung und des gelben Farbstoffes ausgewirkt. Nach der Verwandlung, möglicherweise auch durch eine spätere Verbesserung der Umweltbedingungen, gleichen sich die Gegensätze etwas aus; in der endgültigen Körpergröße unterscheiden sich Kamm- und Marmormolch nicht. Die Farbunterschiede bleiben jedoch bestehen. Der Marmormolch ist heute auf der Pyrenäen-Halbinsel und in Westfrankreich beheimatet. In Mittelfrankreich überschneidet sich sein Verbreitungsgebiet mit dem des Kammolches; in diesem Bezirk wird die Bastardform, der Blasiussche Molch, gefunden, der eine Mittelstellung zum Kammolch einnimmt. Der Kammolch ist die östliche Form, die in 4 verschiedenen Unterarten auftritt. Seine Larvenzeit ist länger, die Körpergröße bei der Metamorphose also erhöht, die Melaninbildung verstärkt, was sich in der meist dunklen Oberseite, der ausgesprochenen Bauchfleckung und der meist düsteren oder stark gefleckten Kehle zeigt. Außerdem bildet er einen orange bis sattroten Farnton an der Körperunterseite aus. In unserem Zusammenhang ist nun besonders wichtig, daß auch zahlreiche Individuen — das Verhältnis wechselt bei den ver-

schiedenen Unterarten — eine bräunliche bis olivgrünliche Oberseite besitzen (WOLTERSTORFF 1923). Auch bei der im allgemeinen dunkelsten Unterart *Tr. cr. cristatus* sind nach der Metamorphose grünliche Flecke, besonders am Kopf, oft sehr deutlich. Im übrigen unterscheiden sich die Unterarten äußerlich in der Körperform und der Gliedmaßenlänge. Es ist zu beachten, daß auch die Gliedmaßen der Molche bei Störung des inkretorischen Systems Veränderungen zeigen (SCHAEFER 1934)¹.

Durch die Hypophysenimplantationen werden die Marmormolche so beeinflußt, daß ihr Erscheinungsbild in Richtung Kammolch verändert wird. Die Angleichung zeigt sich im Farbkleid, und in der Verwandlungsgröße; das ist bei der engen phylogenetischen Zusammengehörigkeit der Arten wohl ein wichtiger Befund.

Es wurde bereits angedeutet, daß die Hormonwirkung vielleicht eine erhöhte Stoffwechseltätigkeit bewirkt, wodurch die sonst latent bleibenden Potenzen aktiviert werden. Es ist nun bemerkenswert, daß ich früher (HERRE 1932) zeigen konnte, daß die Unterarten des Kammolches deutliche Verschiedenheiten an Stoffwechselorganen, wie Darmlänge, Darmgewicht, Lebergewicht zeigen, was den Gedanken nahelegte, in Ernährungs- und Stoffwechseländerung die Ursache für die Ausbildung der Unterarten zu suchen, zumal durch einseitige Ernährung von *Tr. cr. carnifex*-Larven Verschiedenheiten hervorgerufen wurden, die lebhaft an die natürlichen Unterschiede zwischen *Tr. cr. carnifex* und *Tr. cr. danubialis* erinnerten.

Bei diesen Fütterungsversuchen hat sich noch eine weitere, für die hier erörterten Fragen interessante Tatsache ergeben. Wie ich schon früher (HERRE 1933) einmal kurz mitgeteilt habe, wird durch die einseitige Ernährung mit Muschelfleisch die Melaninbildung der Molche stark beeinflußt. Kammolchlarven weisen im allgemeinen größere schwarze Flecke auf dem Körper auf; bei Muschelfleischfütterung werden diese Flecke aufgelöst, so daß die Tiere nur noch gleichmäßig fein verteilte, kleine schwarze Farbzellen erkennen lassen. Auch die Ausbildung der Bauchflecke scheint bei Muschelfleischfütterung gehemmt, und die Ausbildung der roten Bauchfärbung wird unterdrückt. Die Tiere nähern sich also in einigen Punkten ihres äußeren Erscheinungsbildes den Marmormolchlarven. Bei ihnen werden die Veränderungen im wesentlichen durch die Stoffwechselverschiedenheiten hervor-

¹ Auch bei den implantierten Marmormolchen treten nach der Verwandlung eigenartige Veränderungen an den Enden der Extremitäten auf.

gerufen. Ob die innersekretorischen Drüsen vermittelnd eingreifen, ist noch ungewiß, aber wahrscheinlich.

Diese sich ergänzenden Befunde machen Zusammenhänge wahrscheinlich, die für die Frage nach der Bedeutung der Hormone für die Ausbildung der Rasse- und Artmerkmale und damit für das Artbildungsproblem, jener Grundfrage zoologischer Forschung, von hoher Bedeutung sein können. Noch stehen wir erst



Abb. 4. *Triturus cristatus carni/ex* Zucht II L.
Oben Muschelfleischtier, unten Kontrolltier.

am Anfang; die bisherigen Ergebnisse müssen aber Veranlassung zu weiteren Studien geben. Es wäre verfrührt, bereits zu verallgemeinern.

Diskussion: Dr. K. LEHMANN.

Literatur:

BEDRIAGA, J., Die Lurchfauna Europas. II Urodela. Bull. Soc. Nat. Moscou **10** (1896). — GIERSBERG, H., Physiologie des Farbwechsels bei Tieren. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1934. — HERRE, W., Vergleichende Untersuchungen an den Unterarten des *Triturus cristatus* Laur. Z. Anat. **99** (1932). — HERRE, W., Zur Kenntnis der Zeichnung und Färbung des Teichmolches *Triturus vulgaris* L. Zool. Anz. **104** (1933). — HERRE, W., Die Schwanzlurche der mitteleuropäischen (oberflutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodealen unter Einschluß der fossilen Formen. Zoologica (Stuttgart) **87** (1935). — KLATT, B., Hypophysenexstirpationen und -implantationen an *Triton*-Larven. Arch. Entw.-Mech. **123** (1931). — KLATT, B., Weitere Versuche an *Triton*-Larven. Arch. Entw.-Mech. **130** (1933). — KLATT, B., Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung. Der Biologe 1934. — SCHAEFER, K., Einfluß der Hypophysenexstirpation und -implantation auf die Phalangenausbildung der Molchextremität. Virchows Arch. pathol. Anat. **293** (1934). — STOCKARD, CH. R., Die körperlichen Grundlagen der Persönlichkeit. Jena 1932. — TRENDENBURG, P., Die Hormone. Berlin 1929. — VETULANI, T. und SCHULZE, ROB., Einleitende Studien über die Hypophyse beim polnischen Konik als Beitrag zu dessen Morphologie. Bull. Ac. polon. Ser. B, II, 1934. — WOLTERSTORFF, W., Übersicht der Unterarten und Formen des *Triton cristatus* Laur. Bl. Aqu. u. Terr. Kde. **34** (1923).

11. Herr Dr. ECKHARD ROTMANN (Zoologisches Institut Freiburg i. Br.):

Reiz und Reizbeantwortung in der Amphibienentwicklung.

(Mit 7 Abbildungen.)

Bei den meisten Amphibienarten ist für die Entwicklung der Linse ein Induktionsreiz unerlässlich. Da die Linse im normalen Geschehen immer zu dem diesen Reiz aussendenden Augenbecher paßt, drängte sich die Annahme auf, daß der Augenbecher als ein Organ bestimmter Größe auch über die Größe der Linse entscheidet. Dieses schien noch besonders wahrscheinlich, da eine experimentelle Verkleinerung des Augenbeckers auch eine solche der Linse nach sich zog (SPEMANN 1912a¹ u. a. für *Bombinator pachypus*, MANGOLD 1931² S. 266 bestätigt das für *Triton taeniatus* und *alpestris*).

Wie bereits kurz mitgeteilt (ROTMANN 1934³), ergaben aber heteroplastische und xenoplastische Austauschexperimente, in denen chimärische Augen entstanden, daß für die artspezifische Größe der Linse die Entwicklungstendenzen maßgebend sind, die in den Zellen der Linsenanlage selbst lokalisiert sind. Ein dem *Triton-cristatus*-Keim entstammendes Stück lieferte auch über dem viel kleineren Augenbecher von *Triton taeniatus* eine für den Spender typische Linse, die also für den Augenbecher viel zu groß war. Das gleiche gilt für die Kombination von Axolotl auf *Triton taeniatus*. Umgekehrt war die aus dem *taeniatus*-Implantat über dem *cristatus*-Augenbecher entstandene Linse für diesen zu klein und in der Größe für den Spender typisch. Dabei war absichtlich bei den im frühen Gastrulastadium ausgeführten Transplantationen ein ortsfremdes Stück, etwa präsumptive Bauchhaut, an die Stelle der präsumptiven Linsenepidermis gesetzt worden. Am neuen Ort dazu veranlaßt, eine Linse zu bilden, treten die, sei es im Kern oder im Plasma, erblich fixierten artspezifischen Entwicklungsfaktoren in Tätigkeit und bedingen ein je nach der Art des Implantats verschiedenes Entwicklungsergebnis: Einmal entsteht eine große, sich zunächst langsam entwickelnde Linse, einmal eine kleine, anfänglich rasch wachsende. Der Induktionsreiz, der zur Linsenbildung führt, ist ein auslösender Reiz, die Linse wird nicht Zelle für Zelle, sondern als ganze zur Entwicklung gebracht.

¹ Zool. Jahrb. **32** (1912a).

² Ergeb. Biol. **7** (1931).

³ Roux' Arch. **131** (1934).

Daneben bleibt das vorgenannte Experiment der anderen Autoren natürlich bestehen, daß auf eine experimentelle Verkleinerung des Augenbechers auch eine solche der Linse folgt. Der Augenbecher hat also auch einen Einfluß auf die Größe der Linse. Diesen könnte man sich vielleicht so denken, daß eine bestimmte Reizintensität nötig ist, wenn eine normale Linse entstehen soll. Ist diese Grenze erreicht, so würden die der Epidermis inhärenten Entwicklungsfaktoren bestimmen, wie groß die Linse im einzelnen Fall, d. h. bei den verschiedenen Tierarten werden soll. In der gleichen Weise hatte sich für den Haftfaden zeigen lassen (ROTMANN 1935a⁴), daß auch hier die Epidermiszellen, nachdem sie den Impuls zur Bildung eines Haftfadens bekommen haben, für dessen Form, Größe und Entwicklungstempo maßgebend sind.

Ein ganz entsprechendes Ergebnis erhält man bei einem wechselseitigen heteroplastischen Austausch des präsumptiven Augenbechernmaterials gegen solches präsumptiver Bauchhaut. Hier entstehen Larven, deren einer Augenbecher aus dem Implantat gebildet ist, deren anderer vom Wirt stammt. War der kleine *taeniatus*-Keim der Wirt, und stellte der größere *cristatus*-Keim das Implantat, so war der aus dem Implantat entstandene Augenbecher größer als der der anderen Seite. War umgekehrt der große *cristatus*-Keim der Wirt und der kleine *taeniatus*-Keim der Spender, so entwickelte sich aus dem Implantat ein zu kleiner Augenbecher. Trotz der verschiedenen Größe der Augenbecher waren die Linsen von annähernd gleicher Größe. Dieses Ergebnis bestätigt einmal den Befund der vorher genannten Experimente, zeigt darüber hinaus aber noch etwas anderes. Hatte sich dort ergeben, daß das ortsfremde Stück, am neuen Ort zur Linsenbildung veranlaßt, eine Linse von spendermäßigen Dimensionen bildete, so zeigt hier die aus dem ebenfalls ortsfremden Implantat gebildete Augenbecheranlage zum mindesten die gleiche Tendenz, also ein Organ von spendermäßiger Größe zu bilden.

Liegt bei der Entwicklung der Linse eine streng lokalisierte, von einem bekannten Induktor, dem Augenbecher, ausgehende Reizwirkung vor, so haben xenoplastische Experimente die erstaunliche Tatsache enthüllt, daß gewisse Organe auch auf einen Reiz hin entstehen können, der in einer Hinsicht zwar spezifisch, in anderer aber ganz allgemeiner Natur sein muß.

⁴ Roux' Arch. 133 (1935).

Die Anurenlarven haben auf der Bauchseite unterhalb des Mundes nahe der Mediane zwei Haftnäpfe. Den Urodelenlarven fehlen Haftnäpfe, sie haben seitlich hinter den Augen, also an einer ganz anderen Stelle, die stabförmigen Haftfäden. SPEMANN und SCHOTTÉ (1932⁵) nahmen einen Materialaustausch zwischen diesen Formen vor. Im frühen Gastrulastadium wurde einem *Triton*-Keim präsumptive hintere Bauchhaut eines *Bombinator*-Keims derart implantiert, daß das Stück in die Region unter-



Abb. 1 (tBo 51). *Bombinator pachyurus*, dem im frühen Gastrulastadium ein Stück präsumptive hintere Bauchhaut von *Triton taeniatus* eingesetzt worden war. Das Implantat kann sich nicht an der Bildung der Haftnäpfe beteiligen.
Vergroßerung 20 mal.

halb des Mundes gelangte. Es fügte sich dort glatt dem andersartigen Umriß der *Triton*larve ein, bildete dann aber unterhalb des Mundes zwei Haftnäpfe aus. Diese lagen an der richtigen, diesem Organ beim Spender zukommenden Stelle, also unterhalb des Mundes. Es ist von entscheidender Wichtigkeit für das Verständnis dieses Experimentes, im Auge zu behalten, daß zur Implantation in den *Triton*-Keim nicht etwa ein Stück *Bombinator*-Epidermis verwandt worden war, das auch im normalen Geschehen Haftnäpfe gebildet hätte, sondern ein Stück präsumptive hintere Bauchhaut. Wenn dieses dann am neuen Ort Haftnäpfe ausbildet, so muß es von irgendwoher den Reiz dazu

bekommen haben. Die erstaunliche Tatsache, daß also der *Triton*-Keim die Reizquelle darstellen kann für die Entwicklung dieses Organs, das er selbst gar nicht besitzt, konnte nur so gedeutet werden: Die allgemeine Situation, in die das *Bombinator*-Implantat infolge seiner Lage unterhalb des Mundes versetzt worden war, hat genügt, um es zur Ausbildung der seiner Art für diese Region zukommenden Organe zu veranlassen.

Das ließ sich neuerdings⁶ noch besonders deutlich durch das reziproke Experiment zeigen, also durch die im frühen Gastrulastadium ausgeführte Transplantation vom *Urodelen*- in den *Anuren*-Keim.

Kommt das *Triton*-Implantat in die Region der Haftnäpfe (Abb. 1), so unterdrückt es deren Bildung genau in seinem Be-

⁵ Naturw. **20** (1932) 463.

⁶ ROTMANN, E., Fußnote Roux' Arch. **183** (1935a) 218.

reich; der Haftnapf ist wie abgeschnitten, die *Triton*-Zellen sind unfähig, sich an der Bildung des Haftnapfes zu beteiligen. Das war natürlich zu erwarten, denn die Möglichkeit zur Entwicklung dieses dem *Triton*-Keim gar nicht zukommenden Organs kann nicht im Potenzenschatz seiner Zellen gegeben sein.

Völlig anders ist das Ergebnis, wenn das Implantat weiter cranial reicht. Kommt es so in die Region zwischen Mund und



Abb. 2 (*tBo 19 mit taeniatus-Kontrolle*). *Bomb. pach.* Das Implantat reicht weiter cranial und bildet einen Haftfaden an der Stelle, die diesem Organ beim Spender zukommt.
Vergrößerung 10 mal.

Auge, so entsteht in aller wünschenswerten Deutlichkeit aus dem *Triton*-Implantat auf dem *Anuren*-Keim ein typischer Haftfaden (Abb. 2). Dieser liegt an der Stelle, die diesem Organ beim Spender zukommt, also viel weiter cranial als der Haftnapf. Das zeigt die Strichzeichnung (Abb. 3 S. 80) besonders deutlich, da hier im Gegensatz zur Photographie (Abb. 2) die Strecke zwischen Haftnapf und Haftfaden unverkürzt wiedergegeben ist.

Auch die Bildung von zwei Haftfäden konnte erzielt werden in einem Fall, wo das Implantat in zwei Zipfeln links und rechts am Mund vorbei nach vorn reichte (Abb. 4 S. 80).

Das *Triton*-Implantat, das im normalen Geschehen keinen Haftfaden gebildet hätte, sondern etwa Bauchepidermis, muß

also den Reiz hierzu vom neuen Wirt, eben von dem *Bombinator*-Keim bekommen haben. Dazu muß wieder die allgemeine Situation (vielleicht die Lage auf dem Kieferbogen?) ausreichend gewesen sein.

Für die Auffassung der im xenoplastischen Experiment entstandenen Bildungen ist es von Wichtigkeit, ob man die beiden

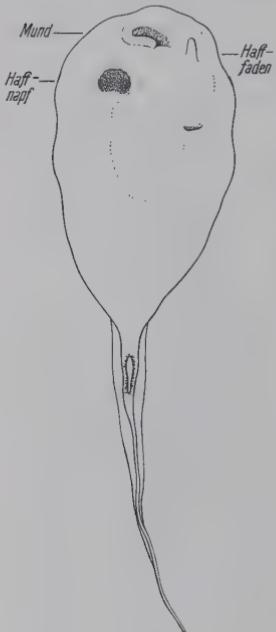


Abb. 3 (tBo 19). Strichzeichnung derselben Tieres wie Abb. 2. Das Tier ist vorn etwas gehoben, so daß erkennbar wird, auf wie verschiedenem Niveau Haftnapf und Haftfaden liegen.

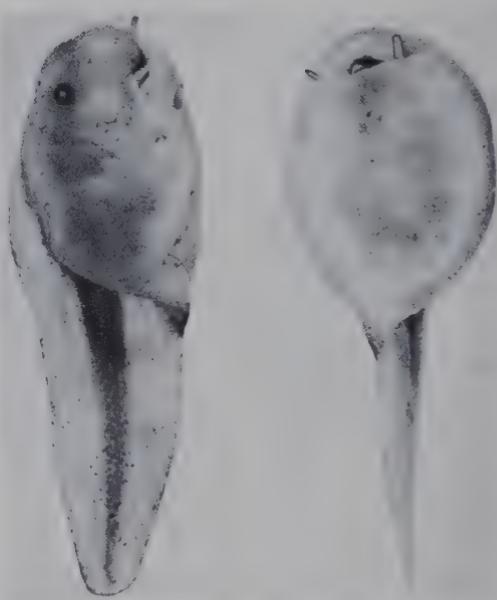


Abb. 4 (tBo 20). *Bomb. pach.* Das zweizipflige Implantat reichte von hinten her beiderseits am Munde vorbei nach vorn und bildet jederseits einen Haftfaden. Vergrößerung 8 mal.

an verschiedenen Orten entstehenden und verschiedenen gebauten Haftorgane der *Anuren* und *Urodelen* für homolog hält oder nicht. Würde man eine Homologie annehmen, dann könnte man erwarten, daß der Reiz, der sie zur Entwicklung bringt, der gleiche geblieben wäre, während sich nur die Reaktionsweise des Ektoderms geändert hätte. In diesem Fall hätte aber aus dem *Triton*-Implantat in der Region der Haftnäpfe ein Haftfaden entstehen müssen und aus dem *Bombinator*-Implantat auf dem *Triton*-Keim in Höhe der Augen ein Haftnapf. Keines von beiden erfolgte in meinen Experimenten. Vielmehr entstand aus dem *Triton*-Implan-

tat auf dem *Bombinator*-Keim nur dann ein Haftfaden, wenn es an der diesem Organ zukommenden Stelle lag, wie auch in dem Experiment SPEMANN und SCHOTTÉS, das ich bestätigen kann, nur dann ein Haftnapf entstand, wenn das *Bombinator*-Implantat unterhalb des Mundes lag. Nicht nur die Reaktionsweise des Ektoderms müßte sich geändert, sondern auch die Reizquelle sich verschoben haben. Eindeutig gegen die Annahme einer Homologie spricht aber der Fall (Abb. 5), wo neben einem Haftnapf auf der gleichen Seite ein Haftfaden entstand, denn homologe Organe können sich doch wohl nur gegenseitig vertreten, nicht aber nebeneinander vorkommen.

Was nun das Ergebnis anlangt, daß sich aus dem *Triton*-Implantat auf dem *Bombinator*-Keim ein Haftfaden entwickelte, so war dieses nach dem Experiment von SPEMANN und SCHOTTÉ zu vermuten, aber durchaus nicht sicher zu erwarten. Der Haftnapf ist eine rein epidermale Bildung. Der Haftfaden ist aber auf die Mitarbeit des Mesoderms angewiesen, das das Füllgewebe stellen und wahrscheinlich auch die Basalmembran bilden muß, wenn ein einigermaßen normaler und sicher zu definierender Haftfaden entstehen soll. Es war nicht von vornherein zu erwarten, daß der *Anuren*-Keim das könnte. Die Abb. 6 (S. 82) zeigt zwei Sagittalschnitte durch die Larve der Abb. 2.

Der erste geht durch den nahe der Mediane gelegenen und bereits in Rückbildung begriffenen Haftnapf, der zweite durch den weiter seitlich gelegenen Haftfaden. Eine stärkere Vergrößerung (Abb. 7 S. 83) läßt erkennen, daß das mesodermale Material des Haftfadens vom *Anuren*-Wirt stammt, seine viel kleineren Kerne weisen sich deutlich als *Anuren*-Kerne aus. War zunächst das Implantat durch den Wirtskeim zur Bildung eines Haftfadens veranlaßt worden, so muß es umgekehrt rückwirkend einen Einfluß auf das Mesoderm ausgeübt



Abb. 5 (tBo 57). *Bomb. pach.*
Der vom Implantat nicht bedeckte Bereich des linken (auf der Abbildung rechten) Haftnapfes hat sich zu einem kleinen Fragment eines Haftnapfes entwickelt. Aus dem Implantat ist auf der gleichen Seite ein kleiner Haftfaden an der diesem Organ zukommenden Stelle entstanden.
Vergrößerung 12 mal.

haben. Dieses ist jedenfalls wahrscheinlicher, als wenn man annnehmen wollte, das mesodermale Material flösse gewissermaßen einfach in den durch den Haftfaden gebildeten Hohlraum hinein. So wäre hier wieder ein Fall gegeben, wo das induzierte Organ rückwirkend Einfluß nimmt auf seine Umgebung.

In derselben Richtung liegt ein Experiment, das in der Idee ebenfalls auf SPEMANN (1927)⁷ zurückgeht, von SCHOTTÉ (unveröffentlicht, s. bei SPEMANN [1932]⁸) und von HOLTFRETER (1935)⁹ ausgeführt wurde. Dort entstand aus dem *Anuren*-Im-

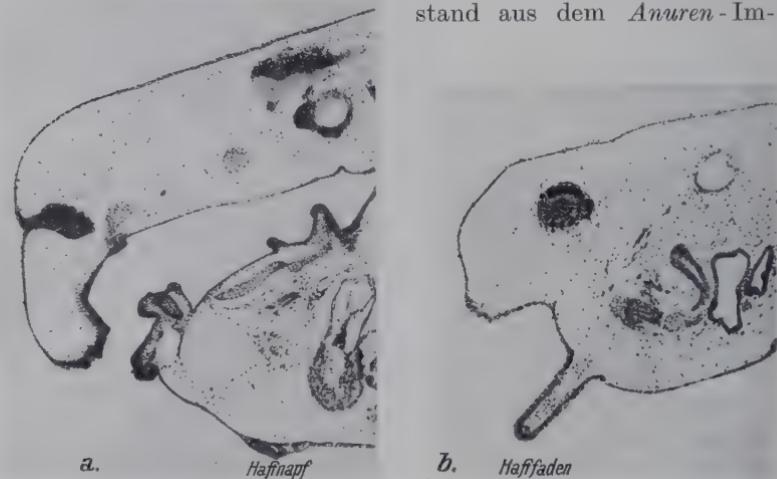


Abb. 6 (tBo 19). *Bomb. pach.* Sagittalschnitt *a* durch den nahe der Mediane gelegenen Haftnapf, der bereits in Rückbildung ist, *b* durch den weiter seitlich gelegenen Haftfaden. Vergrößerung 40 mal.

plantat in der Mundgegend des Triton-Wirts ein *Anuren*-Mund mit typischen Hornkiefern.

Bei den heteroplastischen Linsenexperimenten hatte sich schon eine für die Formbildung überwiegende Bedeutung der auf den Reiz reagierenden Zellen gezeigt, indem die Größe der Linse von ihnen und nicht vom Augenbecher bestimmt wurde. Das Ergebnis der xenoplastischen Experimente gleicht diesem, indem es ebenfalls zeigt, daß es auf die Reaktionsweise der implantierten Zellen ankommt, ob ein Haftnapf oder ein Haftfaden entstehen soll. Während aber im ersten Experiment immerhin dasselbe Organ durch den fremden Augenbecher zur Entwicklung gebracht

⁷ Arch. f. Entw. 48 (1921).

⁸ Freib. wiss. Ges. H. 23 (1932).

⁹ Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München (1935).

wurde, veranlaßte der Wirtskeim im xenoplastischen Experiment das Implantat zur Entwicklung eines Organs, das er selbst gar nicht besitzt.

Das *Triton*-Epidermisstück bildet in der Region nahe den Augen Haftfäden, auch wenn es auf einen *Anuren*-Keim verpflanzt war, wie das *Bombinator*-Epidermisstück unterhalb des Mundes auch auf dem *Triton*-Wirt Haftnäpfe bildete. In beiden Fällen muß trotz der Implantation in den gattungsfremden Keim die Situation für die Implantate der möglichen Situation im eigenen Keim so ähnlich gewesen sein, daß die Entwicklung der diesen betreffenden Regionen zukommenden Organe ausgelöst werden konnte. Kommen die Implantate aber jeweils in die andere Region, so erfolgt nichts. Ob dabei die Lage ganz genau eingehalten werden muß und bei beiden Organen mit der gleichen Genauigkeit, das bedarf einer weiteren Untersuchung.

Diskussion: Prof. MANGOLD, Geh. Rat Prof. SPEMANN.

12. Herr HANS HOLTZINGER-TENEVER (Oldenburg):

Über Strukturbilder des Natternhemdes bei Schlangen.

Ein Hilfsmittel zur Systematik.

(Mit 27 Abbildungen.)

Vor 62 Jahren entdeckte FRANZ VON LEYDIG bei mikroskopischer Untersuchung der bei den periodischen Häutungen der Schlangen abgestoßenen Schuppen in diesen Strukturen. In seiner Schrift »Über die äußere Bedeckung der Reptilien und Amphibien« führte LEYDIG dann aus, daß diese Strukturen von einem System von Linien gebildet werden, die er in Haupt-, Neben- und Querleisten einteilte.



Abb. 7 (IBo 19). *Bomb. pach.* Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man an der Kerngröße, daß das mesodermale Material des Haftfadens vom *Anuren*-Wirt stammt. Vergrößerung 120 mal.

Bekanntlich besteht eine Natternhemdschuppe aus zwei Schichten: der äußereren oder Oberschicht, die LEYDIG Cuticula, CARTIER Epitrichium und C. KERBERT Epitrichialschicht nannten, wogegen sie TODARO und FICALBI mit Pellicula epidermica bezeichnen. Da immer noch eine nomenklatorische Unklarheit betreffs des Begriffes Oberhäutchen herrscht, dessen Vorhandensein sogar gelegentlich negiert wird, ist es nötig, in zweifelhaften Fällen die jeweilige Originalarbeit heranzuziehen.

Das Oberhäutchen wird seinerseits aus zwei Lagen sich überkreuzender Zellen gebildet, deren Ränder sich stark nach oben umbiegen und so die Strukturen bilden. Diese zeigen nun bei allen Schlangen einfache oder kompliziertere Formen, wobei ich als einfache die Waben- und Schaumstrukturen bezeichne. Bei weiterer Entwicklung bilden sich Längslinien mit manchmal schachtelhalmartigen Seitenästen. Schließlich werden durch Querleisten bogiger Zwischenstücke strickleiterartige Strukturen gebildet.

Da innerhalb derselben Art solche Schuppenskulpturen in ihrer jeweiligen Form konstant sind, hat LEYDIG mit Recht darauf hingewiesen, daß »die Kenntnis dieser Reliefs zur Abgrenzung einer Species wesentlich mitbenutzt werden könne«, wobei er einige Strukturen von Nattern und Vipern abbildete. C. K. HOFFMANN nahm diese Anregung LEYDIGS in Bronns Klassen und Ordnungen, Abt. VII, 3, auf, mit Abdruck von dessen Bildern. Leider entging ihm, daß LEYDIG ein Versehen unterlaufen war, indem die abgebildete Struktur einer Kreuzotter nicht dieser, sondern der südamerikanischen Lanzenschlange (Abb. 24) entspricht, wie ich bereits in meiner Arbeit »Ist *Vipera aspis* L. eine selbständige Art?« ausführte.

Außer den Rückenschuppen zeigen auch die Kopf- und Bauchschen bei derselben Species das gleiche Strukturbild, nur sind natürlich die Bauchschenen durch die beim Kriechen entstandenen Kratzer und Riefen zu Untersuchungen weniger gut geeignet. Es sei hier noch bemerkt, daß die Angehörigen derselben Art während des ganzen Lebens das gleiche Strukturbild zeigen.

Die feinen Unebenheiten des Oberhäutchens tragen nach BRUECKE zur Bildung der bunten Schillerfarben mancher Reptilien bei, die wohl als Interferenzfarben anzusehen sind, wie solche bei den glattschuppigen Schlangengattungen *Python*, *Coluber*, *Zamenis*, *Elaps* und *Erythrolamprus* u. a. zu beobachten

sind. Die glatten Schuppen sind die phylogenetisch älteren gegenüber den gekielten; so werden bei Eidechsen abgeworfene Schwänze mit gekielten Schuppen durch solche mit glatten regeneriert. Der Kiel dient zur besseren Versteifung der Schuppe.

Zu meinen Untersuchungen benutzte ich einzelne Rückenschuppen frischer Natternhemden, die mir vom Berliner Aquarium und dem New Yorker Zoologischen Garten, sicher determiniert, zur Verfügung gestellt wurden, sowie von in Alkohol konserviertem Museumsmaterial. Solche Schuppen werden nach meinen Erfahrungen am besten in vacuo, nur mit Deckglaskitt umrandet,



Abb. 1. *Python sebae* Gm.



Abb. 2. *Python molurus* L.

eingebettet. Die gebräuchlichen Intermedién, wie Canadabalsam und Glyceringelatine, zersetzen auf die Dauer mehr oder weniger die Intercellularräume. Interessierte Kollegen seien darauf aufmerksam gemacht, daß trocken aufbewahrte Natternhemden vor Motten zu schützen sind.

Wie bereits erwähnt, handelt es sich bei den zu untersuchenden Schuppen um zwei Zellagen: das Oberhäutchen oder Epitrichium, welches das jeweilige Strukturrelief trägt, und unter diesem, also bei tieferer Einstellung sichtbar werdend, die Zwischenschicht. Diese wird ihrerseits stets von sechseckigen Zellen gebildet.

Im folgenden will ich einige verschiedene Strukturen besprechen; eingehendere Spezialuntersuchungen hoffe ich zu gebener Zeit folgen zu lassen. Die Aufnahmen wurden mit Leitz-Objektiv 3 (10mal) und vereinzelt mit Objektiv 6 (45mal) in Verbindung mit dem Periplanokular 10 von Leitz auf Agfa-Contrast-Platten gemacht.

Die Riesenschlangengattungen haben eine Schaum- oder Wabenstruktur. So zeigt

Python sebae Gm. (Abb. 1) ein netz- oder wabenartiges Muster, das von sechseckigen Zellen gebildet wird. Auch

Python molurus L. (Abb. 2) zeigt solche wabenartige Struktur, in der jedoch die Zellbrücken breiter sind als bei *P. sebae*.

Eunectes murinus L. (Abb. 3). Die Anakonda hat ein stark pigmenthaltiges, unregelmäßiges Maschenmuster, wogegen

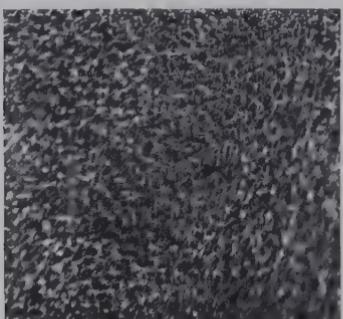


Abb. 3. *Eunectes murinus* L.



Abb. 4.
Boa constrictor L.

Boa constrictor L. (Abb. 4) eine ausgesprochen schaumige Skulptur besitzt, die in ihren Einzelheiten aus verschiedenen großen Zellen gebildet wird, deren Ränder breite, unregelmäßig ineinander greifende Zellbrücken aufweisen.

Besonders auffallend ist dagegen, daß bei der Gattung *Corallus* Daud., die mit alleiniger Ausnahme von *C. madagascariensis* D. B. Südamerika bewohnt,



Abb. 5. *Corallus hortulanus* L.

Corallus hortulanus L. (Abb. 5) deutliche Längsbalken aufweist, die überdies durch vereinzelte Querstege miteinander verbun-

den sind. Das Bild stammt von einem Präparat aus dem Berliner Aquarium. Diese von den Strukturen der Boiden völlig abweichende Zeichnung läßt die Vermutung zu, daß die Gattung *Corallus* phyletisch jünger ist als die übrigen Familienmitglieder.

Bei den Colubriden zeigt die Gattung *Tropidonotus* Kuhl bei allen von mir bisher auf die Struktur untersuchten Arten ein System von Längslinien, das in Form und Stärke der einzelnen

Balken sowie deren gelegentlichen Querverbindungen bei den verschiedenen Arten beträchtlich variiert. Bei

Tropidonotus natrix L. (Abb. 6), der Ringelnatter, sind die feinen Längsadern durch regelmäßige, bogenförmige Querleisten strickleiterartig miteinander verbunden.



Abb. 6. *Tropidonotus natrix* L.

Coluber quatuorlineatus Lacép. (var. *sauromates* Pall.) (Abb. 7). Bei der Vierstreifennatter wird das Relief durch feine, leicht geschwungene und häufig zusammenlaufende Linien gebildet.



Abb. 7. *Coluber quatuorlineatus* Lacép. var. *sauromates* Pall.

Abb. 8. *Coluber scalaris* Schinz.

Abb. 9.
Dendrophis pictus Boie.

Coluber scalaris Schinz (Abb. 8). Die Treppennatter hat sehr feine Längslinien ohne Verästelungen.

Dendrophis pictus Boie (Abb. 9) zeigt besonders kräftige, bambusartige Längslinien die unverbunden parallel verlaufen.

Dendrelaphis caudolineatus Gray (Abb. 10). Hier sind die Längslinien bedeutend feiner als bei *Dendrophis*.

Coelopeltis (Malpolon) monspessulana Herm. (Abb. 11). Die Eidechsennatter hat kräftige parallele Längslinien, die bei stärkerer Vergrößerung verbindende vereinzelte Querleisten sichtbar werden lassen.

Dryophis prasinus Boie (Abb. 12). Bei der grünen Peitschenschlange finden sich kurze, unregelmäßige Linien als Struktur, die vereinzelt durch Querleisten verbunden werden.

Dendraspis angusticeps Smith (Abb. 13) hat kurze, willkürlich verteilte Linien von verschiedener Stärke.

Betrachten wir nun die Vipern-Familie, so möchte ich zuerst die afrikanische



Abb. 10. *Dendrelaphis caudolineatus* Gray.

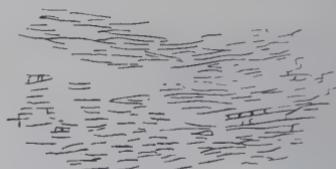


Abb. 12. *Dryophis prasinus* Boie.



Abb. 13. *Dendraspis angusticeps* Smith.



Abb. 11. *Coelopeltis monspessulana* Herm.

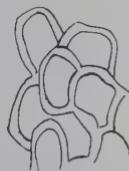


Abb. 14. *Vipera superciliaris* Ptrs.



Abb. 15. *Atheris squamiger* Hallow.

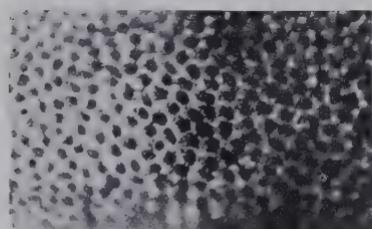


Abb. 16. *Echis carinata* Schn.

Vipera superciliaris Ptrs. (Abb. 14) erwähnen, die dachziegelartig übereinander geschobene, polygonale Zellen mit breiten Rändern hat.

Eine sehr ähnliche Struktur besitzt die einer anderen Vipern-Gattung angehörende gleichfalls aus Afrika stammende

Atheris squamiger Hallow. (Abb. 15), die schindelartig übereinandergeschobene Zellen zeigt.

Echis carinata Schn. (Abb. 16) hat ein ausgesprochenes kräftiges Netzwerk. Diese Art lebt sowohl in Ägypten wie auch in Indien, wo sie zusammen mit der

Vipera russellii Shaw (Abb. 17) vorkommt. Deren Struktur besteht aus kleinen, unregelmäßig angeordneten polygonalen Zellen mit erhöhten Rändern.

Diese gezeigte Ähnlichkeit der Strukturgrundform von *V. superciliaris* mit *Atheris squamiger* auf der einen Seite, sowie von *Echis carinata* mit *V. russellii* auf der anderen Seite lassen vermuten, daß diese Vipern mit den verglichenen Gattungen *Atheris* und *Echis* näher verwandt sind als mit den übrigen europäischen Vipern, die im Gegenteil sämtlich ein stark betontes Längsliensystem aufweisen. So hat

Vipera berus L. (Abb. 18), die Kreuzotter, eine fein gegabelte, oft unterbrochene Längsstreifung.

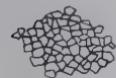


Abb. 17.
Vipera russellii
Shaw.



Abb. 18.
Vipera berus L.



Abb. 19.
Vipera aspis L.



Abb. 20.
Vipera aspis L. var. *hugyi* Schinz.



Abb. 21. *Vipera*
latastei Bosca.

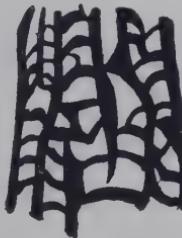


Abb. 22.
Vipera ammodytes L.

Vipera aspis L. (Abb. 19). Bei der Juraviper ist die Streifung weitläufiger als bei *V. berus* und die Längslinien sind durch ein Netz von feinen Querstreifen verbunden.

Die sizilianische Unterart

Vipera aspis L. var. *hugyi* Schinz (Abb. 20) unterscheidet sich von ihrer Stammform durch breitere Zellbrücken und in größeren Abständen auftretende Querleisten.

Vipera latastei Bosca (Abb. 21) hat eine unregelmäßig laufende, langstreifige Struktur.

Vipera ammodytes L. (Abb. 22). Bei der Sandviper sieht man eine kräftige, gegabelte Längsskulptur, die durch starke Querbalken strickleiterartig verbunden wird.

Vipera lebetina L. (Abb. 23). Die Levanteviper hat eine ziemlich weit voneinander liegende, ohne Unterbrechung laufende Längsstruktur, oftmals gegabelt, mit weiten Zwischenräumen.



Abb. 23. *Vipera lebetina* L.

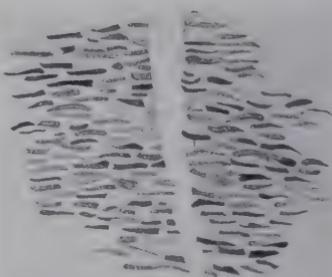


Abb. 24. *Bothrops lanceolatus* Lacép.

Auf die vielen interessanten phyletischen Punkte der Familie *Vipera* hoffe ich noch später ausführlich einzugehen.

Bothrops lanceolatus Lacép. (Abb. 24). Die Lanzenschlange hat ein kräftiges Relief schmaler Längsbalken.



Abb. 25. *Bothrops atrox* L. var. *jararaca* Wied.

Bothrops atrox L. var. *jararaca* Wied (Abb. 25) dagegen besitzt keulenartige Längsbalken, die gelegentlich durch feine Queräderchen verbunden sind.

Trimeresurus puniceus Boie (Abb. 26) weist ein faserartiges Netzwerk eckiger Zellen auf.



Abb. 26.
Trimeresurus puniceus Boie.

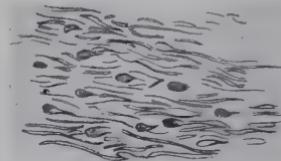


Abb. 27. *Trimeresurus wagleri* Boie var. A.

Trimeresurus wagleri Boie var. A. (Abb. 27). Eine faserartige Struktur mit dazwischen gelagerten, scheinbar erhabenen Kernen.

Zur Unterscheidung von Unterarten werden bekanntlich konstante Varianten der Beschuppung sowie Zeichnungsaberrationen herangezogen; ein Vergleich der Schuppenbilder der neu auf-

zustellenden Art mit deren Stammform wird häufig mit ausschlaggebend sein können.

Unbedingt muß aber der Formenkreis der neu zu beschreibenden Arten berücksichtigt werden sowie auch geographische Unterformen, denn zwei selbständige, aber geographisch getrennte Formen weisen oft genug ein beinahe gleiches Strukturbild auf, obwohl sie im übrigen wohl unterscheidbar sind.

Als Beispiel möchte ich *Trimeresurus albolabris* D. B. anführen, der von BOULENGER u. a. für identisch mit *T. gramineus* Shaw erklärt wird, wogegen POPE, MERTENS und MELL *albolabris* als selbständige Art ansehen. Hier dürfte es sich wohl um einen Formenkreis handeln, und in solchen Fällen läßt uns die Struktur als Unterscheidungsmerkmal im Stich.

Ähnlich verhält es sich bei *Trimeresurus puniceus* Boie und *T. borneensis* Ptrs. Beide Arten sind nach BOULENGER selbständig, wogegen DE ROOIJ *borneensis* streicht. Der Vergleich der Schuppenstrukturen ergab ein gleiches Bild und rechtfertigte die Ansicht DE ROOJJS.

Die Unterarten der indischen Brillenschlange, *Naja tripudians* Merr., nämlich *sputatrix* Boie, *leucodira* Blgr. und *miolepis* Blgr. zeigen in ihren Strukturen keine erheblichen Unterschiede, so daß diese Varianten wohl als geographische Formen anzusehen sind.

Mit ganz besonderem Nachdruck muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß ein großer Unterschied zwischen dem eigentlichen Strukturbild des Oberhäutchens und dem der Zwischenschicht besteht, denn die Zellage der letzteren wird bei allen Arten von wabigen, sechseckigen und regelmäßig geformten Zellen gebildet. Diese Zellschicht schlägt sich am basalen Schuppenrande nach der Oberseite futteralartig um und setzt sich dann wieder als Zwischenschicht in die nächste Schuppe fort. Bei schwach oder gar nicht pigmentierten Schuppen treten diese Zellen leicht mit in das Gesichtsfeld und können den mit der Materie noch nicht genügend Vertrauten über das wahre Strukturbild täuschen.

Starke Pigmentablagerungen, wie z. B. bei der schwarzen Varietät der Kreuzotter, *v. prester* L., können dagegen das Erkennen der Struktur auf das Äußerste erschweren.

Eingerissene Schuppen lassen gelegentlich die beiden Schichten gut erkennen, wie es Abb. 24 zeigt, wo einzelne Strukturlängsbalken mehr oder weniger frei über den Rißrand herausragen.

Sind die Unterschiede der Strukturen auch recht mannigfach, so sind sie doch leider nicht derart verschieden, daß es in

allen Fällen möglich ist, aus einem Stück eines Natternhemdes einer unbekannten Schlange diese allein mit Hilfe der mikroskopischen Untersuchung zu identifizieren. Beim Vergleich von verschiedenen Formen derselben Gattung kommt man jedoch, wie gezeigt, mit dem Strukturbild zu recht brauchbaren Resultaten.

Nur klein konnte hier die Auswahl der Beispiele sein, doch hoffe ich, den Beweis geführt zu haben, daß LEYDIGS Ansicht, nach der die Kenntnis der Stukturbilder für den Systematiker von großem Wert ist, völlig zu Recht besteht. Daß trotzdem nicht in allen Fällen nur mit der Struktur allein die Aufrechterhaltung einer Art als solcher gestützt werden kann, sondern auch die geographischen Rassen und Formenkreise stets zu berücksichtigen sind, ist kein Gegenbeweis. Manche Perspektiven dürften sich für den Systematiker wie für den phylogenetisch arbeitenden Fachgenossen aus den angeführten Untersuchungen bereits ergeben.

Diskussion: Prof. ARNDT, Prof. SCHMIDT.

Literatur:

BOULENGER, G. A., Catalogue of Snakes, Vol. 1-3. London 1893/96. — BOULENGER, G. A., Snakes of Europe. London 1913. — BREYER, H., Hautsinnesorgane und Häutung bei Lacertiliern. Zool. Jb., Abt. Anat. 51 (1929). — CARTIER, C., Haut der Reptilien. Arb. Zool. Inst. Würzburg H. 4 (1874). — COHN, L., Zur Homologie der Viperiden-Giftzähne. Festschr. Schauinsland. Bremen 1927. — HOFMANN, C. K., Reptilien III. Bronns Klassen Ord. Abt. IV, 3 (1890). — HOLTZINGER-TENEVER, H., Ist *Vipera aspis* L. eine selbständige Art? Zool. Jb. Syst. 42 (1920). — KERBERT, C., Haut der Reptilien. Inaug.-Diss. Bonn 1876. — LANGE, B., Integument der Sauropsiden. In Bolk, Goeppert, Kallius, Lubosch Handb. vgl. Anat. I. 1931. — LEYDIG, F., Über die äußere Bedeckung der Reptilien. Arch. mikr. Anat. 9 (1873). — MAURER, F., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. — PLATE, L., Allgemeine Zoologie I. Jena 1922. — ROOLJ, N. DE, Reptiles of the Indo-Australian Archipelago. 2. Leiden 1917. — SCHMIDT, W. J., Studien am Integument der Reptilien I-VII. 1913/17. — WERNER, FR., Phylogenetische Studien über die Homologien und Veränderungen der Kopfschilder der Schlangen. Wien 1893. — WERNER, FR., Lurche und Kriechtiere 2. Brehms Tierleben 5 (1913).

13. Herr Dr. M. RADOVANOVIC (Sarajewo, Jugoslawien):

Zur Phylogenie der Solenoglypha.

(Mit 4 Abbildungen.)

Die Einteilung der Giftschlangen in *Proteroglypha* und *Solenoglypha* wurde in erster Linie nach der Lage und Konstruktion des Giftzahnes ausgeführt; bei den ersten ist dieser Zahn nur gefurcht, bei den zweiten röhrenförmig. Außerdem ist das Maxillare bei den *Proteroglypha* ein verlängertes, horizontal liegendes Knöchelchen, das an seinem Vorderende den Gifthaken trägt,

während es bei den *Solenoglypha* vertikal gestellt ist und der Giftzahn an seinem unteren Ende, das in der Ruhelage nach hinten gekehrt wird, angewachsen ist. Als eine dritte, niedrigststehende Gruppe der Giftschlangen wurden noch die *Opisthoglypha* ausgeschieden, bei welchen der Giftzahn ganz hinten an dem verlängerten Oberkieferknochen liegt und der gesamte Giftapparat noch ganz primitiv ist. Der Giftzahn der *Solenoglypha* zeigt im Vergleich mit dem bei den *Proteroglypha* augenscheinlich einen bedeutend höheren Grad der Vollkommenheit, und das gleiche darf man ohne Zweifel auch für die übrigen Teile des Giftmechanismus behaupten. Dieses Verhältnis des Giftapparates bei den zwei großen Giftschlangengruppen verleitete einige Forscher zu dem Schluß, die *Solenoglypha* als direkte Nachkommen der *Proteroglypha* anzusehen. Es war etwas ganz Natürliches, den Röhrenzahn der *Solenoglypha* von dem Furchenzahn der *Proteroglypha* durch Verschluß der Rinne entstanden zu denken, und das sockelförmige Maxillare der ersten dachte man sich auch durch die Rückbildung des hinteren Teiles des Oberkieferknochens der letzteren ableiten zu können. Diese Meinung hat unter anderen Forschern auch der bekannte amerikanische Paläontologe COPE entschieden vertreten, der die *Proteroglypha* als direkte Vorfahren der Röhrenzähner ansah.

In meinen früheren Arbeiten habe ich zu beweisen versucht, daß die Konstruktion des Giftmechanismus bei den zwei in Rede stehenden Gruppen der Giftschlangen gründliche Unterschiede zeigt, und daß diese demnach in keinem Falle in einen direkten verwandtschaftlichen Zusammenhang gebracht werden können. Jede von diesen zwei Schlangengruppen hat ihre selbständige Vergangenheit; sie haben sich auf verschiedenen Wegen und in verschiedenen Richtungen entwickelt. Die Annahme eines direkten Zusammenhangs zwischen ihnen muß endgültig verworfen werden. Ich habe keine Absicht auf diese Frage hier näher einzugehen und verweise auf meine früheren Arbeiten.

Im Gegensatz zu dieser Auffassung haben einige andere Forscher die Meinung geäußert, daß die *Solenoglypha* eher mit den *Opisthoglypha* in Zusammenhang gebracht werden dürfen, wie z. B. BOULENGER und GADOW (nach COHN). Nach der Auffassung dieser zwei Forscher könnte der Giftapparat der *Solenoglypha* abgeleitet werden "from that of the *Opisthoglypha* by the reduction or shortening of the anterior portion of the maxillaries and the harmless teeth, so that the posterior or poison-fangs

come to the front" (GADOW, nach COHN). Diese Meinung habe auch ich in einer früheren Arbeit vertreten, obwohl mir die Ansichten dieser zwei Forscher völlig unbekannt waren.

In seiner Abhandlung »Zur Homologie der Viperiden-Giftzähne« wendet sich COHN entschieden gegen die Ansichten der zwei genannten Forscher und versucht zu beweisen, daß »die Giftzähne der Viperiden den Furchenzähnen am Hinterende des Maxillare der echten Opisthoglyphen nicht homolog sind; keine Maxillare-Verkürzung kann diese Hinterzähne an die Stelle der Viperiden-Zähne unter den mittleren Festpunkt gebracht haben« (S. 13). COHN hat richtig festgestellt, daß das Maxillare bei den Schlangen in vielen Fällen drei Festpunkte hat: vorn verbindet es sich mit dem Prämaxillare, in der Mitte mit dem Präfrontale und hinten mit dem Transversum; daß weiter ein gewisser Teil des Maxillare — vorn oder hinten — rückgebildet werden kann, wodurch dieses Knochenstück bedeutend verkürzt wird. In der Tat bestehen aber alle drei hier angeführten Festpunkte des Maxillare nur bei den Vertretern der niedrigststehenden Schlangenfamilien, wie z. B. bei den Pythoniden, wo auch dieses Knochenstück relativ am meisten in die Länge gezogen ist. Bei diesen stützt sich das Maxillare mit seinem Hinterende (also an der Verbindungsstelle mit dem Transversum) auch noch auf das Postfrontale, das bei allen höheren Schlangenformen meist ganz rückgebildet und verkürzt ist. Indessen aber erlaubt diese Art der Verbindung des Maxillare mit den umliegenden Schädelknochen nicht die nötige Beweglichkeit dieses Knochenstücks in vertikaler Richtung, die die ganz besondere Lebensweise dieser Tiere von ihm fordert, und so kommt es schon frühzeitig zu einer Lösung des Oberkieferknochens vom Prämaxillare, die dann nur durch das Bindegewebe miteinander in Verbindung stehen. Dieses Verhältnis der zwei genannten Knochenstücke ist schon bei den aglyphen Colubriden meist deutlich ausgeprägt, so daß das Maxillare jetzt nur zwei feste Stützpunkte hat — hinten das Transversum und in der Mitte das Präfrontale. Auf diese Weise ist es viel beweglicher geworden und hat somit die Möglichkeit erworben, mit seinen Enden bedeutende Oszillationen in vertikaler Richtung auszuführen. Ein fester und unnachgiebiger Stützpunkt befindet sich jetzt nur noch in der Mitte, an der Verbindungsstelle mit dem Präfrontale.

Indessen, wie COHN selbst bemerkt, kann die Rückbildung des Oberkieferknochens noch weiter fortschreiten, so daß sein

Vorderteil ganz bis zum mittleren Festpunkt, d. h. bis unter das Präfrontale, verschwinden kann, wie es z. B. bei den meisten *Proteroglypha* der Fall ist (Abb. 1). Andererseits kann das Maxillare von hinten bis unter das Auge, also ganz bis in die Nähe des mittleren Festpunktes, rückgebildet werden, wie es auch die meisten *Proteroglypha*, viele *Opisthoglypha* und manche andere Schlangen zur Genüge zeigen. Die Rückbildung des Maxillare innerhalb der Schlangenordnung ist eine so allgemeine und weitverbreitete Erscheinung, daß man ruhig von einer Tendenz zur Verkürzung des

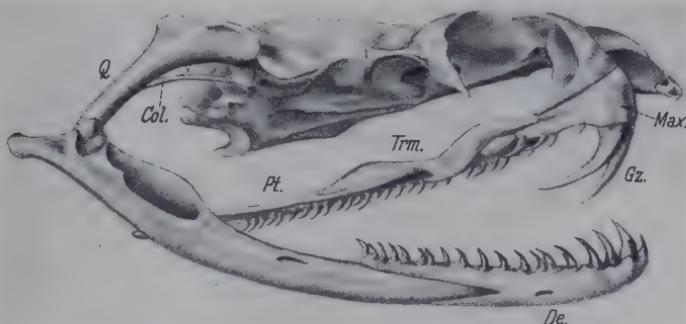


Abb. 1. Kopfskelett von *Acanthophis antarctica* Shaw.

A b k ü r z u n g e n .

<i>Ch.</i>	= Chorda	<i>Max.</i>	= Maxillare	<i>Q.</i>	= Quadratum
<i>Col.</i>	= Columella	<i>Pal.</i>	= Palatinum	<i>Squ.</i>	= Squamosum
<i>De.</i>	= Dentale	<i>Pf.</i>	= Postfrontale	<i>Trab.</i>	= Trabekel
<i>Gz.</i>	= Giftzahn	<i>Pt.</i>	= Pterygoid	<i>Trn.</i>	= Transversum

Oberkieferknochens bei den Schlangen sprechen darf, die bei den Giftschlangen und insbesondere gerade bei den *Solenoglypha* ihren Höhepunkt erreicht hat. Diese Reduktion und Verkürzung des Maxillare scheint eben mit der Höhe des Vollkommenheitsgrades der Familien im Schlangensystem den Schritt zu halten; bei den *Pythoniden* ist dieses Knochenstück relativ am längsten, bei den *Solenoglypha* am kürzesten. COHN kommt in seinen Ausführungen zu dem Schluß, daß die Rückbildung des hinteren Teiles des Oberkieferknochens niemals weiter als bis unterhalb das Auge fortschreiten und keinesfalls den mittleren Festpunkt erreichen kann, unter welchem sich bei den *Solenoglypha* der Giftzahn befindet. Demnach fällt nach seiner Meinung auch die Möglichkeit einer Ableitung der *Solenoglypha* von den *Opisthoglypha* von selbst weg.

Indessen liegt in den Schlußfolgerungen COHNS ein Irrtum in der Auffassung der Verhältnisse des Giftzahnes zu dem Maxil-

lare bei den solenoglyphen Giftschlangen. Nach seiner Ansicht mußte der verlängerte Oberkieferknochen beiderseits bis zum mittleren Festpunkt, also bis zum Giftzahn selbst, völlig verschwinden, damit der Giftmechanismus der *Solenoglypha* entstehen konnte. Indessen wissen wir aber, daß das Maxillare auch hier nicht ganz rückgebildet ist, sondern nur eine senkrechte Stellung eingenommen hat (Abb. 2). In der Ruhelage liegt dieses Knochenstück mit dem Giftzahn nach hinten gekehrt. In eine horizontale Lage gebracht reicht das Hinterende des Maxillare bei diesen

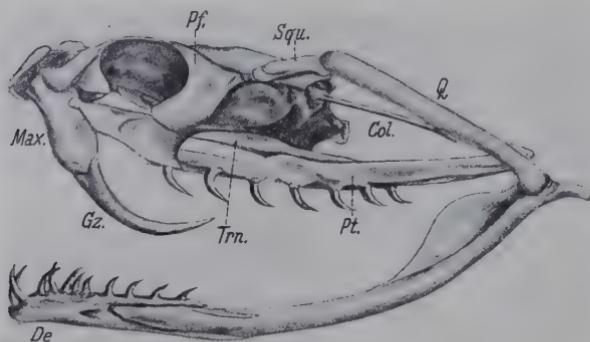


Abb. 2. Kopfskelett von *Bitis arietans* Merr.

Schlangen gerade bis unter das Auge. Dieses Knöchelchen hat also auch hier noch immer eine Länge wie z. B. bei den *Proteroglypha*, nur mit dem Unterschied, daß seine Lage bei diesen zwei Schlangengruppen grundverschieden ist. Um also den knöchernen Teil des Giftmechanismus der *Solenoglypha* aus dem verlängerten Oberkieferknochen der *Opisthoglypha* entstanden zu denken, ist es überhaupt nicht nötig, die Rückbildung des Maxillare weiter fortschreiten zu lassen, als bis zu den Grenzen, die ihr COHN selbst gezogen hat und die wir bei vielen Vertretern der Schlangenordnung feststellen können, also vorn bis unter das Präfrontale und hinten bis unter das Auge. Stammen die *Solenoglypha* wirklich von den *Opisthoglypha* ab, so ist es nur noch nötig, in diesem Stadium, wo also das Maxillare bis auf die zwei eben bezeichneten Punkte rückgebildet worden ist, dieses so verkürzte Knöchelchen in eine vertikale Stellung zu überführen, wodurch der Giftzahn in eine viel günstigere Lage zum Einhauen gebracht wird. Dieser Vorgang muß selbstverständlich auch ganz allmählich und Hand in Hand mit der Verkürzung des Maxillare durch die Ver-

schiebung seines Hinterendes nach vorn und unten vorgeschritten sein. Im Zusammenhang mit dieser Maxillareverkürzung mußte auch das Transversum allmählich an Länge zunehmen, und in der Tat sehen wir dieses Knochenstück bei den *Solenoglypha* verlängert wie bei keiner anderen Schlangengruppe. Hand in Hand mit diesen im vorderen Teile des Schädel skelettes sich abspielenden Vorgängen mußten auch hinten bedeutende Veränderungen eintreten. So ist auch das Quadratum bei den *Solenoglypha* sehr lang geworden wie nirgends anderswo, so daß das gesamte Palatoquadratum-Knochenwerk infolgedessen hier einen Höhepunkt seiner Selbständigkeit von der Schädelkapsel erreicht hat. Die Stellung des Maxillare in der Ruhelage deutet aber bei dieser Schlangenfamilie klar auf die wahre Herkunft dieses Knöchelchens, und dies wird auch durch die embryologischen Tatsachen noch bekräftigt.

Die Mechanik des Beißens bei den drei genannten Hauptgruppen der Giftschlangen zeigt auch deutlich, daß der Giftapparat der *Solenoglypha* nur aus dem primitiven Giftmechanismus der *Opisthoglypha* abgeleitet werden kann. Falls es sogar einmal zu beweisen gelingen sollte, daß die *Solenoglypha* von einer anderen Schlangengruppe abstammen, so muß doch der Weg ihrer Entwicklung zweifellos der gleiche gewesen sein wie bei den *Opisthoglypha*, d. h. das Unterende des Maxillare mit dem Gifthaken der ersteren entspricht bestimmt dem hinteren Ende mit dem gefurchten Giftzahn der letzteren. Bei diesen beiden Schlangengruppen besteht beim Beißen die Tendenz, das hintere (bzw. untere) Ende des Oberkieferknochens nach vorn und unten zu schieben, wodurch der Giftzahn in eine sehr günstige Lage zum Einschlagen gebracht wird. Durch die Verkürzung dieses Knöchelchens bis zu den letzten möglichen Grenzen, die wir vorher bezeichnet haben, wurde ihm die Möglichkeit geboten, mit seinem Vorderende mit dem Präfrontale in einer gelenkigen Verbindung zu verbleiben, während das hintere (untere), den Giftzahn tragende Ende bedeutende Oszillationen in horizontaler Richtung ausführen kann. Bei den *Proteroglypha* dagegen erfolgt der Beißakt ganz anders. Hier schiebt das Transversum das Hinterende des horizontalliegenden Oberkieferknochens ebenfalls nach unten, wodurch der am Vorderende dieses Knöchelchens liegende Giftzahn aufgerichtet wird. Sollte die Rückbildung des Oberkieferknochens nach der Auffassung COHNS beiderseits bis zum mittleren Festpunkt selbst sich fortsetzen, so daß nur noch der den Giftzahn

tragende Teil erhalten bleibt, so würden dann diese Bewegungen ganz beschränkt oder sogar völlig unmöglich gemacht. In der Tat wissen wir aber, daß das Maxillare auch bei diesen Schlangenformen verhältnismäßig in die Länge gezogen ist, wenn auch in einer anderen Richtung. Die Messungen, die ich an dem Maxillare der verschiedenen Schlangenarten ausgeführt habe, haben ergeben, daß das Längenverhältnis dieses Knochenstücks bei den *Proteroglypha* und *Solenoglypha* ungefähr das gleiche ist, ja in vielen Fällen ist das Maxillare bei den letztgenannten verhältnismäßig sogar länger als bei den ersten. So war dieses Knochenstück bei einem Exemplar von *Vipera russellii* mit 33 mm Schädlänge 9 mm lang, und bei einer *Naja tripudians*, deren Schädel 34 mm lang war, hatte es ungefähr die gleiche Länge. Die beiliegende Tabelle mag die Verhältnisse bei noch einigen Vertretern dieser zwei Schlangengruppen klarlegen.

Schlangenart	Familie	Körper-	Schädel-	Die Länge
		länge cm	länge mm	d. Maxil- lare mm
<i>Naja hannah</i>	Proteroglypha	258	46	13
<i>Crotalus horridus</i> . . .	Solenoglypha	150	42	14
<i>Doliophis bivirgatus</i> .	Proteroglypha	121	17	4
<i>Echis carinatus</i> . . .	Solenoglypha	36	14½	4
<i>Acanthophis antarctica</i>	Proteroglypha	62	26	7
<i>Bitis arietans</i>	Solenoglypha	77	29	8½
<i>Elaps lemniscatus</i> . .	Proteroglypha	100	18	4½
<i>Bothrops jararaca</i> . .	Solenoglypha	73	18	5
<i>Laticauda colubrina</i> .	Proteroglypha	73	17	3½
<i>Lachesis gramineus</i> . .	Solenoglypha	50	16	5

Wie aus dem Dargelegten hervorgeht, habe ich das kürzeste Maxillare bei der Proteroglyphenart *Laticauda colubrina* festgestellt, das nur 3½ mm beträgt.

Übrigens sind die *Solenoglypha* nicht die einzige Schlangengruppe, wo das Maxillare infolge der weitgehenden Verkürzung aus der horizontalen in eine vertikale Lage übergegangen ist. Ein ähnliches Beispiel haben wir auch bei den Typhlopiden. Bei diesen Schlangen hat das Maxillare die gleiche Form und Lage, ist nur am unteren Ende bezahnt und führt die gleichen Bewegungen aus wie bei den *Solenoglypha*. Die Stellung dieses Knochenstückchens in der Ruhelage zeigt aber zweifellos, daß sein bezahntes Ende mit dem Hinterende des verlängerten Maxillare der übrigen Schlangen homolog ist. Also noch ein überzeugendes Beispiel, wie die Lebensweise und die Art der Nahrungsaufnahme

die Umwandlung der betreffenden Knochenstücke beeinflussen können.

Das Verhältnis des knöchernen Teiles des primitiven Giftmechanismus der *Opisthoglypha* zu dem des vervollkommenen Giftapparates der *Solenoglypha* kann am besten an einem konkreten Objekt illustriert werden. Als Beispiel nehme ich die in Südafrika einheimische Opisthoglyphenform *Trimerorhinus rhombatus* (Abb. 3). Das Maxillare ist bei dieser Schlangenart sehr verkürzt, wie bei kaum einem anderen mir bekannten Vertreter dieser Unterfamilie, so daß der gefurchte Giftzahn an seinem Hinterende ganz unterhalb vom Auge liegt. Nach vorn erstreckt sich das Knöchelchen bis in die Nähe des Prämaxillare, so daß es mit dem Präfrontale ungefähr in der Mitte der Länge verbunden ist.

Hier sollte also nur noch das vordere, vor dem Präfrontale liegende Stück dieses Knochens rückgebildet werden, und wir hätten schon eine typische Vorstufe des Giftmechanismus der *Solenoglypha* vor uns. Durch die Verlängerung des Transversum könnte dieses Knochenstückchen, das sich auch sonst ziemlich schräg von vorn nach hinten erstreckt, ohne Schwierigkeit in die für die *Solenoglypha* charakteristische Lage des Maxillare gebracht werden. Also nur die Verkürzung des Maxillare und die dadurch bedingte Verlängerung des Transversum müssen dabei in Betätigung gewesen sein, um die Formierung des knöchernen Teiles des Giftmechanismus der *Solenoglypha* aus dem entsprechenden Knochenwerke der *Opisthoglypha* hervorzurufen. Und wieder treffen wir diese beiden Eigentümlichkeiten bei den *Solenoglypha* bis zum höchsten Grade gesteigert, bei den *Opisthoglypha* dagegen erst im Anfang der Formierung begriffen. Die übrigen Teile des Giftapparats der *Solenoglypha* können ohne Schwierigkeit von den entsprechenden Teilen bei den *Opisthoglypha* abgeleitet werden, denn die Giftdrüsen der letztgenannten sind nach ihrer Struktur noch ganz einfach und bilden nur eine Vorstufe zu den sehr zusammengesetzten Giftdrüsen der echten Giftschlangen. Es ist nur noch nötig, daß diese Drüsen bei ihrer weiteren Fortentwick-

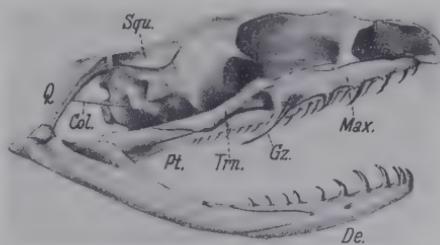


Abb. 3.
Kopfskelett von *Trimerorhinus rhombatus* L.

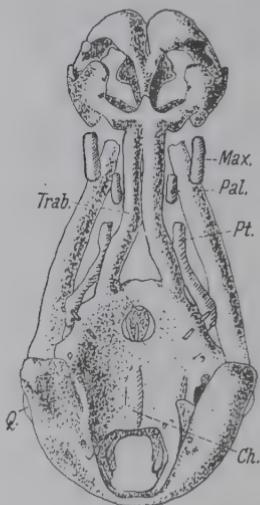
lung mit dem Oberende des Masseter in Verbindung treten, damit ein typischer Giftapparat der *Solenoglypha* in seiner vollständigen Ausbildung entsteht. Ein mit der Basis des Giftzahns in Verbindung stehender primitiver Ausführungsgang der Giftdrüse kommt den *Opisthoglypha* ebenfalls zu.

Die Schlußfolgerungen der vergleichend-anatomischen Forschung werden durch die Ergebnisse der embryologischen Untersuchungen vollkommen bestätigt. Diese Wissenschaft liefert uns gleichzeitig die überzeugendsten Beweise für die wahre Herkunft der *Solenoglypha* und ihr Verhältnis zu den *Opisthoglypha*.

Die Paläontologie, die in den Fragen des phyletischen Zusammenhangs zwischen den verschiedenen Tiergruppen gewöhnlich das Schlußwort hat, versagt hier völlig, denn man darf kaum erwarten, ein so ideales Fossil einmal in die Hände zu bekommen, das eine Vorstufe des Giftmechanismus der *Solenoglypha* deutlich veranschaulichen könnte. Im besten Falle könnte diese Frage paläontologisch auf eine andere Weise beleuchtet werden, z. B. nach dem Bau der Wirbel usw. Vorläufig müssen wir neben den vergleichend-anatomischen Schlußfolgerungen in der

Abb. 4.
Kopfskelett von *Vipera aspis*
L. im embryonalen Zustande.
Nach PEYER.

Embryologie die wichtigste Stütze bei unseren Ausführungen erblicken. Leider aber ist unsere Kenntnis auch auf diesem Gebiete sehr mangelhaft und unvollständig, so daß wir z. Z. nur eine einzige zuverlässige Arbeit besitzen, die die Entwicklungsgeschichte der *Solenoglypha*, und zwar bloß einer einzigen Art, behandelt. Ich denke an die treffliche Arbeit von PEYER über »Die Entwicklung des Schädelsskelettes von *Vipera aspis*«. Auf zwei Embryonen verschiedenen Alters hat dieser Forscher auch die Formierung des knöchernen Teiles des Giftmechanismus bei diesen Schlangen sorgfältig verfolgt. Seine Untersuchungen haben ergeben, daß diese Knochenstücke in ihrem embryonalen Zustande wirklich die Verhältnisse bei den *Opisthoglypha* genau widerspiegeln. Er sagt nämlich: »Das Maxillare ist gegenüber demjenigen von *Tropidonotus* bekanntlich stark verkürzt. Es liegt weit seitlich, und zwar unterhalb des Präfrontale vorn und des Transversum hinten. Es



ist im allgemeinen von rundlichem Querschnitt. Der Giftzahn und die Ersatzzähne sitzen am hinteren Ende. Der Knochen verläuft auf diesem Stadium noch annähernd horizontal, während er beim ausgebildeten Tiere auch in der Ruhelage von vorn nach hinten geneigt ist und bei der Aufrichtung des Giftzahnes noch steiler zu stehen kommt (S. 596).« Diese Tatsachen zeugen also unzweifelhaft dafür, daß die zwei angeführten Schlangengruppen auch in einem verwandtschaftlichen Zusammenhang stehen müssen.

Nach alledem ergibt sich also, daß die *Solenoglypha* nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis mit höchster Wahrscheinlichkeit von den *Opisthoglypha* abgeleitet werden müssen.

Literatur:

COHN, L., Zur Homologie der Viperiden-Giftzähne. Festschr. zum 70. Geburtstage des Prof. H. H. SCHAUINSLAND. Bremen 1927. — COPE, E. D., The Crocodilians, Lizards, and Snakes of North America. Ann. Rep. of the Smiths. Inst. 1898. Washington 1900. — HAAS, G., Über das Kopfskelett und die Kaumuskulatur der Typhlopiden und Glauconiiden. Zool. Anat. Jb. **52** (1930). — PEYER, B., Die Entwicklung des Schädelskelettes von *Vipera aspis*. Morph. Jb. **44**, H. 4 (1912). — RADOVANOVIC, M., Der Giftapparat der Schlangen mit besonderer Berücksichtigung der *Naja tripudians*. Jena. Z. **63** (1928). — RADOVANOVIC, M., Anatomische Studien am Schlangenkopf. Ebenda **69** (1935).

14. Herr Privatdozent Dr. WILLI KUHL (Frankfurt a. M.):

Die Bewegungen isolierter Amphibienblastomere und ihr Verhalten zueinander. Ergebnisse einer Zeitrafferfilmanalyse. (Mit Film.)

(Mit 4 Abbildungen.)

Auf der vorjährigen Tagung demonstrierte ich einen Mikrozeitraffer-Film über das bewegungsphysiologische Verhalten isolierter und in verschiedene Versuchsmedien explantierter Furchungszellen (und Gruppen von solchen) mehrerer Amphibienarten. Die Hauptproblemstellung war, mit Hilfe des Filmes festzustellen, ob bei diesen sehr lebhaften Kriechbewegungen der Blastomere gerichtete Zellwanderungen im Sinne eines Tropismus vorlagen. Mit Hilfe des zeitlich stark gerafften Laufbildes allein ließ sich diese Frage nicht mit Sicherheit beantworten wegen der zu großen Beweglichkeit der Explantate und des Fehlens von nachwirkenden sichtbaren Spuren der zurückgelegten Wegstrecken. Es wurde daher eine besondere Apparatur entwickelt, die es gestattete, die Tausende von Einzelfilmbildchen Stück für Stück zu analysieren, Bewegungsabläufe in künstlichen Spuren festzuhalten und graphisch abzubilden. Die Analyse

eines Forschungsfilmes ist ja entgegen der allgemein verbreiteten Ansicht nicht mit dem Betrachten des Laufbildes allein erledigt. Für unsere Fragestellung, ob die Zellbewegungen gerichtet verlaufen oder regellos, ist also zunächst die äußerst lebhafte Unruhe der isolierten Blastomere mittels der »Bild-für-Bild«-Analyse unwirksam zu machen. Eine weitere Forderung liegt darin, möglichst viele isolierte Furchungszellen in ihrem Bewe-

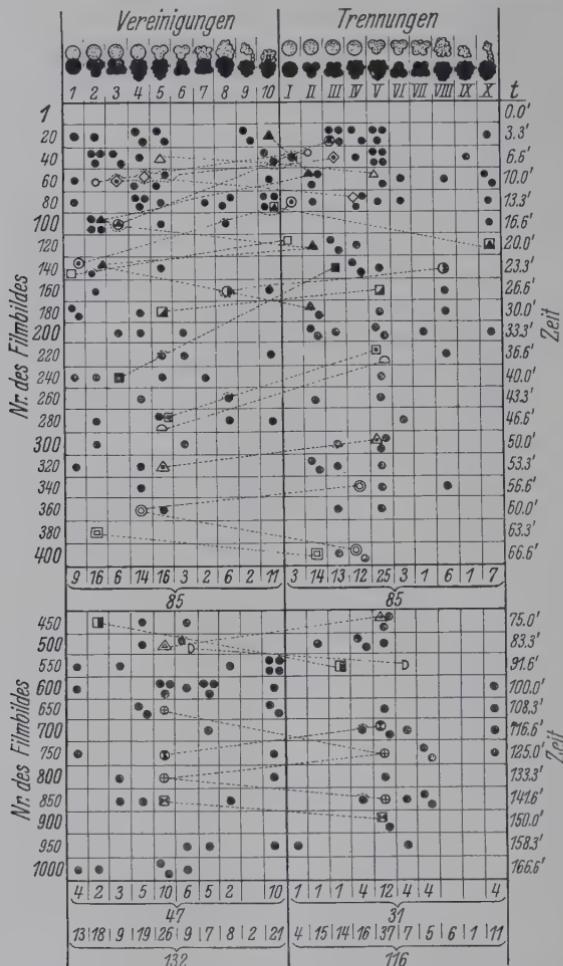


Abb. 1. Graphische Darstellung der Teilbildanalyse des Mikrozeitraffofilmes eines zerriissenen Keimes von *Triturus (Molge) vulgaris*. Medium: Hühnereiweiß. Abszisse: Kategorien des Verhaltens der Explantate. Ordinate: Filmbl.-Nr. = Zeit. Jedes Geschehen ist mit einem Punkt bezeichnet. Mehrfaches Geschehen durch besondere Signaturen und Verbindungslien.

tet verlaufen oder regellos, ist also zunächst die äußerst lebhafte Unruhe der isolierten Blastomere mittels der »Bild-für-Bild«-Analyse unwirksam zu machen. Eine weitere Forderung liegt darin, möglichst viele isolierte Furchungszellen in ihrem Bewe-

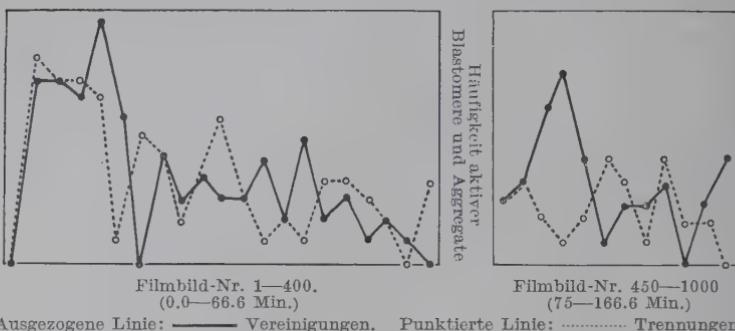
gungsverlauf zu erfassen und diesen objektiv — in geeigneter Anpassung an das Filmgeschehen — bildlich darzustellen.

Ein viele Einzelzellen enthaltender Versuch wurde in dieser Gesamtübersicht zusammengefaßt; es handelt sich um die durch Zerreißen frei gewordenen Blastomere eines Keimes von *Triturus* (= *Molge*) *vulgaris*. Als Versuchsmedium wurde — in Anlehnung an den Entdecker der »Tropismen« der Furchungszellen W. ROUX — Hühnereiweiß gewählt.

Das gesamte vielseitige Geschehen wurde zunächst in zwei Hauptgruppen unterteilt, in Vereinigungen und Trennungen zur Feststellung des etwaigen zahlenmäßigen Überwiegens einer dieser Kategorien. Auf Grund zahlreicher Einzelbeobachtungen ließen sich diese beiden Hauptkategorien in je zehn Arten des Geschehens (I–10 und I–X) unterteilen, womit fast alle Möglichkeiten des Verhaltens der Explantate berücksichtigt wurden. Der Größenordnung nach werden unterschieden: Einzelblastomere, kleine, mittlere und große Aggregate. Schematisch ist oberhalb jeder Vertikalabteilung das jeweilige Verhalten eingetragen; jedes Einzelverhalten, zu einer bestimmten Zeit, wird durch einen Punkt gekennzeichnet. In der Ordinate ist links die Nummer des Filmbildes angegeben, bei der die Beobachtung registriert wurde, rechts die entsprechende Zeit seit Versuchsbeginn 0,0 Minuten. Bis Bild 400 wurde jedes 20. Teilbild auf das Verhalten der Explantate geprüft, von da ab nur noch jedes 50. wegen des selteneren Vorkommens von Vereinigungen und Trennungen. Andere Signaturen (wie \circ , \triangle , \square usw.) in Verbindung mit punktierten Linien lassen eine sehr häufig zu beobachtende mehrfache Tätigkeit der isolierten Zellen und Zellgruppen erkennen. Oft wechseln Vereinigungen und Trennungen ein und desselben Explantates drei- bis viermal fast rhythmisch miteinander ab. Dieses Verhalten, das theoretisch recht bemerkenswert ist, wird in der ausführlichen Behandlung dieser Fragen eingehend gewürdigt werden.

Für das Problem, ob gerichtete Bewegungen der Furchungszellen vorliegen, die zu Vereinigungen und Trennungen führen, = positiver und negativer Cytotropismus W. ROUX', ist das Gesamtresultat aller Bewegungen der der Größe und Zellenzahl nach so verschiedenen Explantaten entscheidend. Aus Abb. 1 ergibt sich das Resultat, daß bei Bild 400 (66,6 Minuten nach Versuchsbeginn) die Anzahl der Vereinigungen genau gleich der der Trennungen ist; nämlich: 85! Hierbei ist zu berück-

sichtigen, daß alle möglichen Formen des Vereinigungsgeschehens und ihr Gegenteil erfaßt werden konnten. Im zweiten Teil des Versuchs, Bild 450–1000 (in der Darstellung auf den Abstand von je 50 Bildern stärker »gerafft«), ist das Gesamtverhältnis von Vereinigungen zu Trennungen 47: 31, also nur ein geringes Überwiegen der Vereinigungen gegenüber den Trennungen. Als zusammenfassendes Zahlenverhältnis des ganzen Versuches von 1000 Teilbildern (zeitlich = 2 Stunden und 46,6 Minuten) erhalten



Ausgezogene Linie: — Vereinigungen. Punktierter Linie: Trennungen.

Abb. 2. Aus Abb. 1 gewonnene Darstellung der Häufigkeit aktiver Blastomere und Aggregate. *Triburus (Molge) vulgaris*; Medium: Hühnereiweiß. Ausgezogene Linie: Häufigkeitskurve der Vereinigungen. Punktierter Linie: Häufigkeitskurve der Trennungen. Mehrfach aktive Blastomere einbezogen. Man beachte die Gegenläufigkeit an vielen Stellen der Kurven: Einem hohen Wert für die Vereinigung entspricht oft ein niedriger für die Trennungen, und umgekehrt. Dies spricht für einen gewissen Rhythmus des Geschehens.

wir: 132 Vereinigungen : 116 Trennungen. Also auch hier keine eindeutige Verschiebung des Ergebnisse zugunsten der Vereinigungen von Explantaten.

Die zahlreichen aus dem Feld der Vereinigungen in das der Trennungen und wieder zurück führenden Verbindungslienien mehrfach »aktiver« Blastomere zeigen die charakteristische Unstetigkeit im Verhalten so vieler Explantate, die ja auch im Laufbild so stark in Erscheinung tritt und das Verfolgen der einzelnen Bewegungsvorgänge oft in störender Weise erschwert. Trägt man auf der Abszisse die Zeitintervalle der Registrierung (bzw. die analysierten Teilbilder im Abstand 20: 20 und 50: 50) und auf der Ordinate die zu diesen Zeitpunkten aktiv tätigen Explantate auf, so ergibt sich obenstehende »Tätigkeitskurve«.

Die ausgezogene Linie der Vereinigungen und die punktierte der Trennungen weist starkes Steigen und Fallen auf, d. h. dauernden Wechsel zwischen einer geringen und einer größeren Anzahl von »aktiven« Blastomeren und Aggregaten. Eine genauere

Beobachtung zeigt die beachtliche Tatsache, daß diesem Häufigkeitswechsel offenbar ein gewisser Rhythmus inne zu wohnen scheint, m. a. W.: hat die Kurve der Vereinigungen ein Maximum, so zeigt sehr oft die der Trennungen ein Minimum. Dieses Resultat paßt gut zu den zahlenmäßigen Ergebnissen der Abb. 1; man denke an die völlig gleichen Werte (85) für Vereinigungen und Trennungen 66,6 Minuten nach Versuchsbeginn (Teilbild 400). Über die Ursachen dieses Rhythmus im Verhalten läßt sich zur Zeit noch nichts Bestimmtes aussagen, jedoch erscheint es fraglich, ob er sich mit der Vorstellung eines »Cytotropismus« in Einklang bringen läßt, selbst unter Zuhilfenahme eines »negativen« Zell-Tropismus (W. ROUX), der die Blastomere zu trennen sucht.

Eine weitere auftändige Erscheinung unter den Explantaten, die ebenfalls nur mit Hilfe einer exakten Zeitrafferfilm-Analyse sichtbar gemacht werden konnte, sind relativ selten vorkommende äußerst bewegliche Einzelblastomere. Ich nenne sie der Einfachheit halber »Wanderzellen«. Frühere Beobachter hatten nur eine sehr geringfügige Lokomotionsfähigkeit — etwa wenige Zeldurchmesser — festgestellt. Laufbild und Teilbildanalyse ergaben, daß Wege von 1000 μ und mehr von diesen Zellen zurückgelegt werden können. Mehrere Dutzend Wanderzellen mit lebhafter Eigen- und Ortsbewegung fielen in Versuchen mit verschiedenen Medien auf.

Abb. 3, S. 106, zeigt als Beispiel die in einem Versuch (Medium: arteigenes Blutserum) beobachteten Bahnen von zehn Wanderzellen. (Sie sind fortlaufend numeriert, Pfeile geben die Bewegungsrichtung an, kleine Kreise mit Ziffern die Teilbilder der Registrierung von 100 : 100.) In der »Weg-Zeitkurve« dieser zehn Wanderzellen ist auf der Ordinate der von den Blastomeren zurückgelegte Weg, auf der Abszisse Zeit und Filmbild-Nummer aufgetragen. Eine Kurve verläuft völlig geradlinig (Zelle 19), da diese Zelle innerhalb der Versuchszeit aus dem Gesichtsfeld herausläuft. Alle übrigen Kurven zeigen sämtlich eine mehr oder weniger starke Neigung zur Abszissenachse, d. h. ihre Geschwindigkeit nimmt regelmäßig zum Versuchsende hin ab, wie wir es fordern müssen, wenn die Zellen sich aktiv fortbewegen: Die Abnahme der Geschwindigkeit ist durch die Verminderung der Lebensfähigkeit bedingt. Einzelne isolierte Blastomere haben ja verständlicherweise nur eine geringe Lebensdauer im Vergleich zu den größeren Aggregaten. Die Frage, ob die große, mit Ortsveränderung verbundene Bewegung der »Wanderzellen« eine gerichtete

ist, muß zunächst als sehr unsicher hingestellt werden. Diese in ihrem Verhalten so interessanten Zellen kriechen sehr häufig ohne Richtungsänderung an anderen still liegenden Einzelblastomeren oder Aggregaten dicht vorbei und vereinigen sich wohl auch gleich oft mit anderen im Wege liegenden Explantaten. Nach



Abb. 3. *Trichuris (Molge) vulgaris*. Medium: Arteiges Serum. Mittels der Teilbild-Analyse festgestellte Bahnen von 10 »Wanderzellen«. Keim zerrissen. Pfeile geben die Bewegungsrichtung an, kleine Kreise die Zeit bzw. den zurückgelegten Weg von je 100 zu 100 Teilbildern. Aggregate nur angedeutet (innen punktiert).

völliger Sichtung des umfangreichen, im Film festgelegten Materials, wird sich diese Angelegenheit ebenfalls zahlenmäßig eindeutig klären lassen.

Im Anschluß an die graphische Darstellung der Teilbildanalyse wurden die beiden vorstehend genauer untersuchten Explantationsversuche im Laufbild vorgeführt, um damit zu zeigen, wie wenige Vorgänge mittels der alleinigen Beobachtung des Laufbildes erfaßt werden können, selbst bei öfterer Wiederholung. Die Genauigkeitsskala wäre: Subjektive Einzelbeobachtung im Mikroskop-Laufbildbeobachtung→Bild für Bildanalyse des Filmes. Im zweiten im Laufbild vorgeführten Versuch konnten zwei sich förmlich nachlaufende »Wanderzellen« auf eine längere Strecke hin beobachtet werden, die übrigen in Abb. 3 in ihren Bahnen dar-

gestellten 8 Wanderzellen treten im Film nicht ohne weiteres in Erscheinung. Um ein besonders eindrucksvolles Bild des Verhaltens eines ganzen zerstörten Keimes mit großen, mittleren und kleinsten Gewebefetzen sowie vielen Einzelblastomeren zu geben, wurden vier Explantationsversuche im Auflicht im Film gezeigt. Auch bei ihnen fallen wieder stark bewegliche Zellen auf, die große

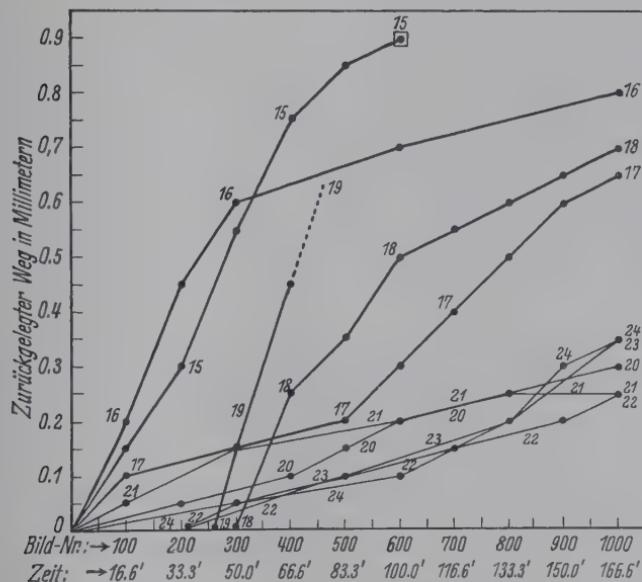


Abb. 4. Weg-Zeit-Kurven von 10 »Wanderzellen«, nachgewiesen mit Hilfe der Teilbildanalyse des Mikrozeitrafferfilmes eines zerrissenen Keimes von *Triturus (Molge) vulgaris*. Medium: Arteigenes Serum. Eine Zelle wandert aus dem Gesichtsfeld heraus (Nr. 19). Abszisse: Filmbild-Nr. = Zeit. Ordinate: Zurückgelegter Weg in Millimeter. Dünne ausgezogene: Wanderzellen mit nur geringer Ortsveränderung.

Wege aktiv zurücklegen, und dabei z. T. auch den Anschluß an die Hauptmasse des zerriebenen, sich abkugelnden Keimgewebes erreichen. Gerade die in diesem Film in Erscheinung tretenden Abkugelungsvorgänge großer zerrissener Gewebeteile, besonders des dunkler gefärbten animalen Ektoderms (es handelt sich hier um *Amblystoma mexicanum*) weisen auf die Bedeutung hin, bei allen diesen Fragen nicht nur die geringe Lebensfähigkeit aufweisenden Einzelzellen zu berücksichtigen, sondern auch die Verschiebungen und Gleitvorgänge ganzer Gewebeteile, die zu wohl differenzierten Gebilden führen mit glatter Oberfläche und die in geeigneten Medien, wie HOLTZFRETER zeigte, u. U. mehrere Wochen lebend gehalten werden können.

Es sind weitere zahlreiche Versuche in diesem Frühjahr (ebenfalls mit Hilfe des Zeitrafferfilmes) angestellt worden, isolierte Blastomere und Aggregate mittels chemischer und physikalischer Reize in einer gerichtete Bewegung zu zwingen. Über das Ergebnis wird an anderer Stelle berichtet werden.

Diskussion: Prof. VOGT, Prof. KOEHLER, Prof. KÜHN, Geh. Rat Prof. SPEMANN, Prof. MATTHES.

15. Herr Privatdozent Dr. WILLI KUHL (Frankfurt a. M.):
Demonstration entwicklungsgeschichtlicher Mikro-Zeitrafferfilme :

Herstellung: Dr. WILLI KUHL und Frau GERTRUD KUHL.

1. Die Furchung des Seeigeleies (*Psammechinus miliaris*). Blastomerenbewegungen im Blastoderm. Bewegungen von Mesenchymzellen (Skleroblasten) in der Gastrula an dreistrahligem jungen Kalkskelett.

2. Die Furchung des grünen Wasserfrosches (*Rana esculenta*), aufgenommen innerhalb der Gallerthülle des Eies.

3. Die Furchung des Bergmolches (*Triturus alpestris*), aufgenommen in der Gallerthülle des Eies.

4. Die Furchung des mexikanischen Axolotls (*Amblystoma mexicanum*), aufgenommen innerhalb der Gallerthülle.

Neuralplatte und Neuralrohr während der Verschlußbewegungen.

16. Herr Dr. ERICH v. HOLST (Zoologische Station in Neapel):

Die Gleichgewichtssinne der Fische.

(Mit 4 Abbildungen.)

Es ist allgemein bekannt, daß bei Wirbeltieren das Labyrinth das Organ der Lage- und Gleichgewichtsorientierung ist. Diese Anschaugung wird auch für die Fische, soweit ich sehe, von allen Autoren vertreten — eine Mitwirkung anderer Sinne, insbesondere des optischen, wird ganz allgemein geleugnet. Man kann sich indes leicht überzeugen, daß diese These nicht ganz zutrifft.

Entfernt man einem Fisch operativ beide Labyrinthe, so ist er bekanntlich nicht mehr fähig, seine Normallage aufrecht zu erhalten, sondern er schwimmt taumelnd im Becken umher. Das gilt jedoch nur, solange er sich in einem gewöhnlichen Zimmer

mit allseitig auftreffendem Licht befindet; bringt man den Fisch in die Dunkelkammer und beleuchtet ihn von oben, so findet er seine alte Raumorientierung sofort wieder und schwimmt sicher umher und ist nach kurzer Zeit von einem intakten Tier kaum zu unterscheiden. Bringt man nun das Licht unter das Becken, beleuchtet ihn also von unten, so dreht er sich augenblicklich auf den Rücken und schwimmt, den Bauch nach oben, mit gleicher Sicherheit und Wendigkeit im Wasser. Läßt man das Licht seitlich ins Becken fallen, so schwimmt der Fisch auf der Seite, den Rücken zum Licht gewendet. Dieser einfache Versuch beweist, daß die Gleichgewichtsorientierung jetzt eine optische ist, der Fisch zeigt den sogenannten Lichtrückenreflex, ein Prinzip der Raumorientierung, das v. BUDDENBROCK 1914 an statocystenlosen Krebsen entdeckt hat.

Ich habe diesen Versuch bis jetzt an Vertretern von 4 Fischgattungen (*Crenilabrus*, *Sargus*, *Serranus* und *Gasterosteus*) ausgeführt, also an recht verschiedenen Typen, so daß an der weiten Verbreitung des Lichtrückenreflexes bei Fischen wohl nicht zu zweifeln ist. Beim labyrinthlosen Fisch wird das Oben und Unten tatsächlich allein durch die Richtung des Lichteinfalls bestimmt; bei Beleuchtung von unten sucht der Fisch, wenn er sich ausruhen will, nicht den Boden, sondern die Wasseroberfläche auf, und umgekehrt nähert er sich bei Atemnot nicht der Oberfläche, sondern dem Boden des Beckens.

In welcher Weise findet nun diese optische Orientierung statt? Nach dem Prinzip der Telotaxis, d. h. daß die Augen einen bestimmtem Einfallswinkel des Lichtes festhalten — oder nach dem Prinzip der Tropotaxis, d. h. daß der Fisch sich bei Beleuchtung von irgendeiner Richtung her solange wendet, bis beide Augen vom Licht getroffen werden, bis Reizgleichgewicht herrscht. Für die Orientierung um die Querachse herrscht das telotaktische Prinzip, das kann man ohne weiteres schließen. Für die Orientierung um die Längsachse läßt sich die Frage durch den Versuch einseitiger Entäugung leicht entscheiden: Ist das Gleichgewicht dann noch erhalten, so haben wie es mit Telotaxis, ist es verloren, mit Tropotaxis zu tun. Wird ein labyrinthloser Sargus oder Crenilabrus einseitig entäugt, so dreht er sich bei Belichtung fortwährend um seine Längsachse, und zwar immer nach der belichteten Seite, also wenn das linke Auge fehlt, nach rechts herum. Daraus ergibt sich, daß wir es mit Tropotaxis zu tun haben. Der Fisch sucht fortwährend ein Reizgleich-

gewicht zu erreichen, das ja nun infolge der einseitigen Blending in keiner Raumlage mehr eintreten kann.

Diese eben geschilderte optische Raumorientierung stimmt grundsätzlich ganz genau mit der schon seit langem bekannten statischen Orientierung der Fische überein. Der geblendete *Crenilabrus* oder *Sargus*, den man einseitig entstatet, dreht sich ebenfalls fortwährend um seine Längsachse, aber nach der entgegengesetzten Seite, nämlich nach der Seite, auf der das Labyrinth entfernt ist, herum. Jedes Labyrinth wirkt also, wenn man so sagen darf, negativ geotaktisch, jedes Auge negativ phototaktisch.

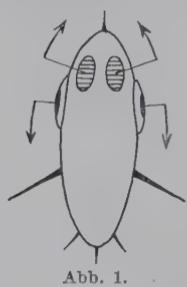


Abb. 1.

Sie sehen das hier schematisch angedeutet (Abb. 1), und aus diesem Schema läßt sich auch leicht entnehmen, wie ein Fisch sich verhält, bei dem man einseitige Entstatung mit einseitiger Blending kombiniert.

Wir haben nun gesehen, wie der optische Sinn bei fehlendem oder defektem Labyrinth als Gleichgewichtssinn fungiert; so könnte man annehmen, daß er nur eine Art von Ersatzorgan für die Raumorientierung darstellt, und erst nach Zerstörung des Labrynthes dessen Funktionen übernimmt. Das ist aber keineswegs der Fall, auch beim intakten Fisch arbeiten optischer und statischer Sinn bei der Gleichgewichtsorientierung zusammen. Wird ein Becken mit intakten Fischen von der Seite beleuchtet, so daß also Licht- und Schwerkraftwirkung senkrecht zueinander stehen, so stellen die Fische sich schräg zum Lichteinfall, indem sie, die Dorsalseite immer bis zu einem gewissen Grade zum Lichte hinwenden. Wenn diese Schräghaltung eine Einstellung in der Resultante von Licht und Schwerkraft ist, so muß der Grad der Schräglage abhängig sein von der Intensität des seitlich einfallenden Lichtes. Und das trifft tatsächlich in strengstem Maße zu. Bei Fischen, die, wie *Sargus* oder *Crenilabrus*, seitlich stark zusammengedrückt sind, läßt es sich leicht genau messend verfolgen.

Die Tiere kommen in ein schmales Becken, in das durch eine Breitseite das Licht einer 40-Watt-Lampe eintritt. Vor der einen Schmalseite, durch die man den Fisch beobachtet, befindet sich eine drehbar angeordnete durchsichtige Zelloidplatte mit parallelen Strichen und einer Winkelgradeinteilung (s. Abb. 2). Die seitliche Schräglage der Fische läßt sich nun leicht ablesen, während die Tiere auf den Beobachter zu- oder von ihm fortschwimmen.

Die Einzelablesungen liegen sehr gut beieinander, die Abweichungen vom statistischen Mittelwert betragen nur 2 bis 3 Winkelgrade. Und nun sehen Sie hier (Abb. 3) die Abhängigkeit der Schräglage von der Entfernung des Lichtes für drei verschiedene Fischarten: *Crenilabrus rostratus*, *Cr. virescens*, *Sargus vulgaris* und *Gasterosteus aculeatus*. Die drei Kurven zeigen deutlich die strenge Abhängigkeit der Schräglage von der Lichtintensität. Sie sehen auch, daß selbst beim intakten Tier bei genügender Lichtstärke der optische Einfluß auf die Gleichgewichtslage gegenüber dem statischen überwiegen kann: die Fische sind dann um mehr als 45° seitlich geneigt. Sie sehen ferner, daß die Kurve der Lichtabhängigkeit offenbar artspezifisch ist — jede Art hat ihren »Lichtintensitätskoeffizienten«! Auf die Form der Kurve

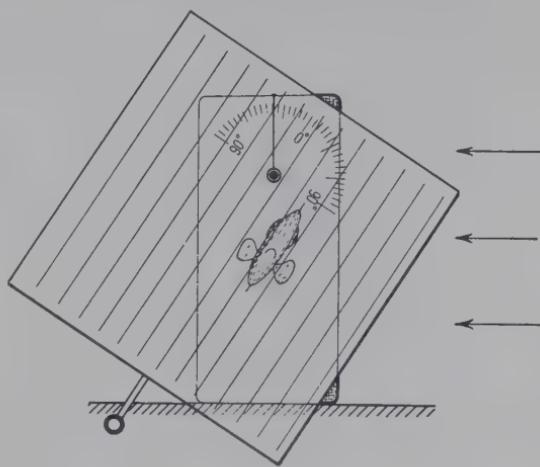


Abb. 2.

gegenüber dem statischen überwiegen kann: die Fische sind dann um mehr als 45° seitlich geneigt. Sie sehen ferner, daß die Kurve der Lichtabhängigkeit offenbar artspezifisch ist — jede Art hat ihren »Lichtintensitätskoeffizienten«! Auf die Form der Kurve

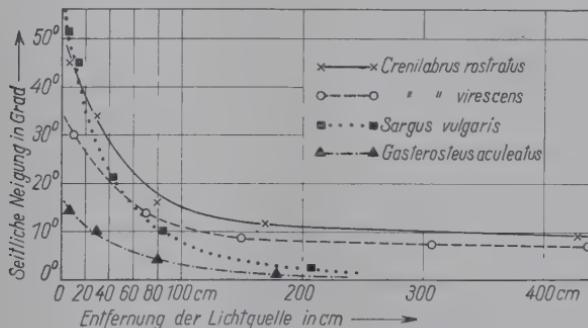


Abb. 3.

und ihre physiologische Deutung kann ich hier nicht näher eingehen, ebensowenig auf die Wirkung von Licht verschiedener Wellenlängen (die Versuche hierüber sind im Gang).

Ich habe bisher von der Normallage gesprochen, die die Fische unter wechselnden statischen und optischen Bedingungen

einnehmen. Diese Normallage wird bekanntlich durch eine Anzahl von Reflexen gesichert, welche auftreten, wenn der Fisch aus dieser Lage herausgebracht wird. Diese sogenannten Lagerreflexe sind bestimmte Bewegungen der Flossen und des Rumpfes. Wird z. B. ein Crenilabrus in eine Schieflage nach rechts gebracht, so erzeugt die rechte Brustflosse beim Schwingen einen Wasserstrom nach unten, die linke einen nach oben, die Afterflosse nach links und die Rückenflosse nach rechts; dazu kommt eine Krümmung des ganzen Körpers nach links herum. Alle diese Reaktionen bewirken gleichsinnig eine Rückdrehung in die Normallage.

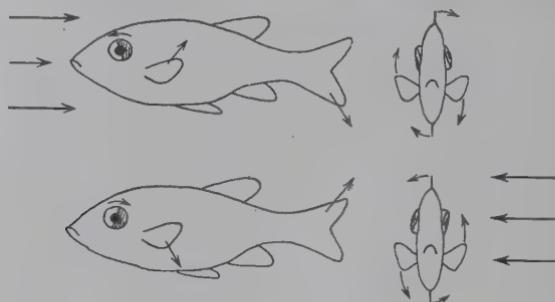


Abb. 4.

Diese Lagerreflexe hat man bisher stets als rein labyrinthäre Reaktionen angesprochen — tatsächlich lassen sie sich bei den von mir untersuchten Fischen in gleicher Weise optisch auslösen, wie das nach dem Vorhergehenden zu erwarten war. Ein labyrinthloser, in Normallage fixierter Crenilabrus z. B. zeigt bei Beleuchtung von rechts die Lagerreflexe, die ihn nach rechts herumdrehen, bei Beleuchtung von links die entgegengesetzten Bewegungen, die ihn nach links drehen müssen. Trifft das Licht von vorne, so wirken die Brustflossen nach unten, der herabgebogene Schwanz nach oben; und bei Beleuchtung von hinten sind die Reaktionen umgekehrt, wie Abb. 4 es zeigt (die kleinen Pfeile an den Flossen zeigen die Richtung der durch sie hervorgerufenen Wasserströmung an). Ebenso wie die Lagerreflexe verhalten sich auch die sogenannten kompensatorischen Augenstellungen. Ein intakter Fisch, den man aus seiner Normallage bringt, dreht seine Augen aktiv so, daß sie ihre ursprüngliche Lage im Raum möglichst beibehalten. Auch diese Kompensationsstellungen sind nach Entstatung rein optisch auslösbar und richten sich dann nach dem Lichteinfall (s. Abb. 4).

Beim intakten Fisch sind die Lagereflexe ebenso wie die Kompen-sationsstellungen der Augen resultantenmäßig von Auge und Labyrinth abhängig: sie treten also in entsprechend abgeschwächtem Maße bei einem in Normallage fixierten Fisch auf, den man von verschiedenen Seiten, von vorne oder von hinten beleuchtet.

Wir haben als Gleichgewichtssinne bisher Labyrinth und Auge kennengelernt — als drittes kommt der Tastsinn dazu, der u. U. einen ganz übergeordneten Einfluß gewinnen kann. Schon ein wenig taktil eingestellter Fisch wie *Crenilabrus rostr.* nimmt beim Ausruhen an Wänden oder in Felsspalten jede beliebige Lage unter gänzlichem Verzicht auf statische oder optische Orientierungseinflüsse ein; und ein blinder, labyrinthloser Fisch vermag sich recht gut taktil zu orientieren, indem er mit der Bauchfläche an Wänden oder Boden des Aquariums entlangschwimmt. Einen viel größeren Einfluß aber hat der Tastsinn bei Bodenfischen, wie etwa *Gobius* und *Lepadogaster*, die sich mit der umgebildeten Bauchflosse an Wänden festsaugen.

Man kann es leicht in einem einfachen Versuch zeigen: einem *Lepadogaster* wird das Rückenmark etwa in halber Länge durchtrennt; so kann man das Tier am Schwanzende fixieren, ohne es taktil zu reizen. Verändert man die Lage eines solchen frei im Wasser gehaltenen Fisches, so treten die üblichen Augenbewegungen und Lagereflexe, wenn auch bei diesem Fisch wenig ausgeprägt, in Erscheinung. Hält man nun dem Tier ein Kartonscheibchen unter, an dem es sich sofort festsaugt, so kann man es in jede beliebige Lage bringen, auch das Licht von verschiedenen Richtungen einfallen lassen, ohne daß das Tier irgendwelche Flossen- oder Augenreaktionen zeigt. Die Gleichgewichtsorientierung des festsitzenden Fisches ist ausschließlich taktil bestimmt.

Ich habe hier ein Thema angeschnitten, das nach vielen Richtungen hin noch eingehenderer Untersuchungen bedarf. Soviel ist aber auch jetzt schon sicher, daß man in Zukunft nicht mehr von dem Gleichgewichtsorgan der Fische reden und das Labyrinth meinen kann. Es gibt mindestens drei Sinne, den statischen, den optischen und den taktilen Sinn, die die Raumlage des Fisches bestimmen und von denen jeder u. U. der vorherrschende sein kann. Man hat sich die Lageorientierung gerne so vorgestellt, daß man etwa Bahnen annahm, die vom Labyrinth zu einem Gleichgewichtszentrum führen und von diesem weiter zu den Flossen verlaufen, wo sie

bestimmte Reflexe auslösen. In Wirklichkeit treffen in diesem hypothetischen „Zentrum“ mindestens Erregungen vom Labyrinth, vom Auge und einem großen Teil der Körperfläche, wahrscheinlich auch noch von der Schwimmblase, zusammen und die Reaktionen richten sich sowohl nach dem jeweiligen Zustand des Hirns, als auch nach der Art und Größe der verschiedenen zusammentreffenden Erregungen. Von einfachen Reflexen kann jedenfalls gar keine Rede sein. Was im Hirn vor sich geht, ist uns noch völlig verborgen; die neueren Vorstellungen über die Funktion des Zentralnervensystems, die in jüngster Zeit im Entstehen begriffen sind, werden sich vor allem auch mit diesen komplizierten summativen Erscheinungen auseinander zu setzen haben.

Diskussion: Prof. KÜHN.

17. Herr Prof. FRIEDRICH EGGLERS (Kiel):

Zur Sinndeutung harmonischer und extremer Farben und Formen bei Tieren.

Die phylogenetische Herausbildung von Färbungen der Tiere pflegt im allgemeinen vom darwinistischen Gesichtspunkt der Erhaltung der Art, also vom Zweckmäßigkeitssstandpunkt aus betrachtet zu werden, zumal DARWINS Theorie der natürlichen Auslese, wie besonders von WEISMANN ausgeführt wurde, sich wesentlich auf Eigenarten der Färbung, vor allem bei Insekten, stützt. Zahlreiche Zweckmäßigkeitfärbungen, wie schützende Ähnlichkeit, Mimicry, Warn- und Schreckfarben können in ihrer Ausbildung allenfalls auf darwinistischem Wege, nicht lamarkistisch erklärt werden. Eine solche Betrachtungsweise versagt aber in der Regel bei Tieren, die farbenprächtig-bunt und in gewissem Sinne harmonisch-ästhetisch gefärbt sind, und auch bei Tieren, die extreme Formbildungen aufweisen, wie sie besonders in den sog. hypertrophen Organen zur Ausbildung gelangen. Der Nützlichkeitswert solcher Farben und Formen ist nicht ohne weiteres einzusehen und ihr Vorhandensein bildet ein Problem für sich. — Eine Grundlage zur Beschäftigung mit diesem Problem bot die überaus reichhaltige Sammlung des verstorbenen Freiherrn v. PLESSEN, die dem Zoologischen Museum in Kiel vermacht wurde. Ihr Begründer, der von Beruf Maler war und die Tierwelt mit dem Auge des Künstlers betrachtete, vereinigte in der

Sammlung hauptsächlich schöne und originelle Formen, die unser ästhetisches Empfinden ansprechen: Insbesondere exotische Schmetterlinge, wie Ornithopteren, Papilioniden, Morphiden und Saturniiden, unter den Käfern vornehmlich Buprestiden und Dynastiden, ferner Kolibris, Paradiesvögel, exotische Eisvögel — schließlich aber auch in gewissem Sinne unharmonisch, extrem gestaltete Tiere, wie etwa Nemopteriden, deren Hinterflügel zu langen Fäden ausgezogen sind, Dynastiden mit auffallenden Fortsätzen des Kopfes und Rückens, Libellen mit fadendünn verlängertem Körper und sonstige, auffallend gebildeten Insekten. Eine solche Sammlung stellt eine vom menschlichen Stilempfinden betriebene »künstliche Auslese« des Farbenprächtigen, Harmonisch-Ästhetischen einerseits, und des bizarr Extremen andererseits dar; eine Tierwelt, deren Reichhaltigkeit und Mannigfaltigkeit bei solcher Zusammenschau überraschend, ja fast erdrückend wirkt. Wir stehen vor der Frage, ob hier eine Tierwelt ausgelesen wurde, die in ihrer äußeren Erscheinung sich gewissermaßen unabhängig von natürlicher Auslese, oder durch diese ungehemmt entfaltete, woran sich die weitere Frage knüpft, ob die Natur dort, wo der Kampf ums Dasein nicht zuständig ist, statt dessen harmonisch-ästhetische Formen schafft?

Solche Fragestellung erheischt eine Definition des hier angewandten Begriffes des Harmonisch-Ästhetischen, der zunächst durchaus menschlich-subjektiv anmutet, in Wirklichkeit jedoch nichts anderes als das Vorherrschen von Gesetz oder Regel aussagen soll. Die harmonische Zeichnung etwa der Schmetterlinge besteht in gesetzmäßiger Wiederholung von Binden, Flecken und Ringen, in gesetzmäßigen Abständen derselben, in gesetzmäßiger Vergrößerung oder Verkleinerung dieser Zeichnungselemente bei ihrer Wiederholung, kurzum in einer Geometrie, die wir unbewußt empfinden, aber auch in verhältnismäßig einfachen mathematischen Formeln ausdrücken könnten, so wie wir es etwa bei Kristallen vermögen, die uns ebenfalls harmonisch-ästhetisch ansprechen. Harmonisch-ästhetisch in diesem Sinne sind auch die Grundbaupläne der Tiere, besonders dann, wenn sie Wiederholungen gleicher Teile aufweisen. So etwa der vierstrahlig-radiäre Bauplan der Cnidarier, der fünfstrahlige der Echinodermen, der metamere der Anneliden und gewissermaßen auch der allgemeine, bilaterale. Die deutliche Ausprägung solcher Baupläne werden wir im allgemeinen als ursprünglichen Bau auffassen, »disharmonische« Abweichungen, wie etwa beim schießen Kopf der Scholle, als sekun-

dären. Auch die Baupläne der Radiolarien fügen sich in diese Betrachtungsweise ein. Bezuglich der Zeichnung spricht HENKE¹ von »rhythmischen« Zeichnungen. Diese können durch Kontrastfärbungen unterstützt werden, wie etwa bei den indischen Ornithopteren, oder durch Buntheit überhaupt, wie etwa bei den Arten der Gattung *Vanessa*. Mehr oder minder deutlich rufen sie den Eindruck einer statischen Ganzheit hervor, in der ein Teil den anderen bedingt.

Bei der Behandlung des Problems der harmonisch-ästhetischen Farbenmuster der Tiere steht somit die Frage im Vordergrund, ob sie durch einen biologischen Wert bedingt sind, oder eine reine Laune der Natur darstellen, für die lediglich genetische und entwicklungsmechanische Kausalität maßgebend ist. Dies Problem soll hier aus Raummangel hauptsächlich an der Zeichnung der Lepidopteren erörtert werden, und auch nur soweit diese in beiden Geschlechtern gleich gefärbt sind. Die sog. »Männchenschönheit«, die besonders bei Vögeln: Paradiesvögel, Fasanen, Pfauen, Kolibris, aber auch bei Schmetterlingen — wenn auch in geringerem Maße — zum Ausdruck kommt, bildet ein sehr umfassendes Thema für sich, das nur am Schlusse kurz gestreift werden kann.

Wenn wir diejenigen Familien der Lepidopteren herausgreifen, die besonders deutlich die geschilderte Farbenschönheit haben, so ergibt sich, daß es sich vor allem um Tagfalter handelt, etwa um Nymphaliden, Papilioniden und einige Pieriden, oder um solche sog. Nachtfalter, die tags fliegen, wie z. B. viele Spinnerarten, etwa manche Arctiiden. Die besprochenen Färbungsmuster finden sich tatsächlich nahezu ausschließlich bei Schmetterlingen, die tags fliegen, wo also die Färbung gesehen werden kann, und das legt den Schluß nahe, daß sie gesehen werden soll. Bekräftigt wird dieser Schluß durch den andersartigen Charakter der Flügelzeichnung bei eigentlichen Nachtfaltern. Diese haben, soweit sie ihre Flügel in der Ruhe zeigen, meist Schutzanpassungsfärbung, also ebenfalls eine Färbung die gesehen, aber nicht erkannt werden soll, z. B. viele Eulen, Spanner, Zünsler u. a. Die Hinterflügel der Eulen, Wickler, Crambinen und vieler anderer, die von den Vorderflügeln verdeckt werden, sind ungefärbt und fast ungezeichnet, ebenso die Flügelunterseiten, sofern sie in der Ruhe der Unterlage zugekehrt sind. Diese allgemeine Erscheinung rechtfertigt die Annahme, daß auffallende Farbmuster, wenn — wie

¹ HENKE, K., Zur Morphologie und Entwicklungsphysiologie der Tierzeichnungen. Die Naturwissenschaften, 21 (1933) 633–659, 665–690.

bei den Tagfaltern --- vorhanden, gesehen werden sollen. Es bleibt nur die Frage, von wem sie gesehen werden sollen und zu welchem Zwecke ?

Bei einer gewissen Anzahl tags fliegender Lepidopteren, die bunt und auffallend gefärbt sind, etwa den Zygaeniden und Heliconiden kann heute mit beträchtlicher Wahrscheinlichkeit das Farbenkleid als »Warnfärbung« gedeutet werden, als Farbenzusammenstellung, die Unschmackhaftigkeit ankündigt und damit Schutz vor Feinden bietet. Im Einklang hiermit steht die erhebliche Eintönigkeit und Gleichtartigkeit der Farbenmuster innerhalb dieser Familien, die ein Wiedererkennen der Warnfarben erleichtert. Diese Eintönigkeit fehlt in der Regel den übrigen, nicht geschützten Lepidopteren, etwa den obenerwähnten Nymphaliden, Papilioniden und Pieriden, die häufig noch viel auffallendere Farben tragen und selbst bei nächsten Verwandten außerordentlich verschieden sein können. Es sei diesbezüglich auf die Gattung *Vanessa* hingewiesen mit Fuchs, Trauermantel, Pfauenauge, Admiral, Distelfalter, Landkärtchen, und auf die Gattung *Papilio* mit vielen hundert exotischer Arten, die alle möglichen Grundfarben aufweisen. Die Farbenzusammenstellungen dieser Tiere sehen oft so aus, als hätte die Natur sich Mühe gegeben, hier nicht nur an sich auffallende Farbkleider zu schaffen, sondern diese auch in verschiedener, divergierender Richtung auszuarbeiten, so daß die Unterschiedlichkeit der Färbung nächster Verwandter möglichst betont würde. Suchen wir nach einem Sinn solcher Färbungsarten, so kann er nur darin gefunden werden, das Sicherkennen der Geschlechter der gleichen Species mit Hilfe des Auges zu erleichtern und die Spezifität der geschlechtlichen Erregung zu steigern, die Voraussetzung des Sicherkennens ist. Hierfür spricht nicht nur das Auffallende der Färbung, die übrigens auf der Oberseite der Tagfalterflügel selten sehr fein detailliert, und mehr für ein grobes Wahrnehmungsvermögen eingestellt ist, sondern vor allem ihre Verschiedenheit bei verwandten Arten. Diese Verschiedenheit würde folgerichtig in der Phylogenie durch eine bestimmte Form von Selektion gefördert worden sein. Nicht im Sinne einer zielbewußten Auslese nach einem bestimmten Färbungsideal. Vielmehr derart, daß unter verschiedenen, mutativ auftretenden Färbungsvarianten diejenigen bevorzugt werden, die eine bessere Unterscheidung gegenüber bestehenden Farbkleidern anderer Arten des gleichen Biotops ermöglichen, welch letztere im übrigen der gleichen Selektion unterliegen. Um eine

Bezeichnung zu haben, könnte man von »Divergenzselektion«, von Züchtung auf Verschiedenheit des Aussehens der Arten reden. Diese Selektion muß naturgemäß auffallende und leuchtende Farben bevorzugen, setzt aber keinen ästhetischen, aktiv wählen- den Geschmack der Geschlechtsvertreter voraus, wie ihn die Theorie der sexuellen Selektion annimmt. Ihren wesentlichen Wirkungsbereich mußten die Tropen bilden, mit ihrer Überfülle an Arten und Individuen.

Im Einklang mit dieser Hypothese steht die bekannte Tat- sache, daß es im allgemeinen recht leicht ist, die einzelnen Tagfalterarten nach der Flügelfärbung auseinanderzuhalten, während bei der Bestimmung vieler Nachtfalter, besonders vieler Eulen und Spanner (*Hydroecia*, *Tephroclystia*) die Flügelfärbung oft keine sicheren Unterscheidungsmerkmale bietet, und solche ledig- lich in den Generationsorganen zu finden sind. Bei den meisten Nachtfaltern erfolgt das Sichfinden der Geschlechter ja auch nicht durch das Auge, sondern durch Geruchswahrnehmung des Speciesduftes. Ferner ist bei dem geschilderten Züchtungsziel niemals eine komplizierte und fein differenzierte Zeichnung er- forderlich, wie bei der Anpassungsfärbung, und im Einklang hiermit, ist, wie erwähnt, die bunte Zeichnung der Flügelober- seite der Tagfalter gewissermaßen grob und roh angelegt und läßt ein ursprüngliches Grundschema ziemlich deutlich erhalten bleiben, sofern es nicht noch durch Ausbreitung einer Grundfarbe ver- einfacht wird. Die hierdurch bedingte Regelmäßigkeit unter- stützt die ästhetische Note des Färbungsmusters und gibt ihr den Anschein beabsichtigter Zielsetzung, während ihr in Wirklichkeit nur entwicklungsmechanische Faktoren zugrunde liegen. Bei den meist schutzangepaßten Nachtfaltern, die etwa Baumrinde imitieren, ist die Zeichnung viel feiner differenziert und das Grundschema durch zahlreiche feine Linien, Striche, Punkte und Wische modifi- ziert, Feinheiten, die auf der Oberseite der Tagfalterflügel fehlen und nur auf der häufig schutzangepaßten Unterseite vorkommen können. Man denke an den erheblichen Unterschied zwischen Flügelober- und Unterseite etwa bei einer *Vanessa* oder *Callima*.

Es steht nun zwar außer Frage, daß es auch einzelne Gat- tungen von Tagfaltern gibt, die ziemlich eintönig gefärbt sind, ohne daß wir von Warnfarben reden dürfen. Unsere Hypothese erfordert aber lediglich eine äußerliche Verschiedenheit der Be- wohner des gleichen Fluggebietes — Arten gleicher Gattung, die geographisch isoliert sind, oder an ganz verschiedene ökologische

Bedingungen angepaßt, oder durch verschiedene Flugzeiten gekennzeichnet, können im Rahmen unserer Hypothese sehr wohl einander äußerlich ähnlich bleiben. Dagegen ist es bezeichnend, daß die so verschiedenen aussehenden *Vanessa*-Arten zu gleicher Zeit am gleichen Orte vorkommen können. Schließlich ist nicht zu übersehen, daß oft scheinbar sehr ähnlich aussehende Arten, etwa der Gattung *Argynnus*, in ihrer Grundfärbung bei näherer Betrachtung erhebliche Unterschiede aufweisen, die zwischen leuchtend rot, blaßbraun und graubraun schwanken.

Außer den hier geschilderten Verschiedenheiten der Färbung können bei nah verwandten Arten auch solche der Größe und der Form auftreten. Bei Lepidopteren etwa der Gattung *Papilio* ist die Formverschiedenheit der Flügel eine außerordentliche. Bei einzelnen Arten sind die Hinterflügel lang schwanzartig ausgezogen, bei anderen breiter als lang und bei noch anderen sind in extremer Weise die Vorderflügel verschmälert. Diese Verschiedenheiten bedeuten selbstverständlich eine Verschiedenheit der Flugweise, die wahrscheinlich ebenfalls dem Sicherkennen der Artgenossen dienlich ist und nicht in ihrer Besonderheit eine Annäherung an ein bestimmtes Ideal der Flugwerkzeuge zu bedeuten braucht. Ein solcher Sinn extrem gebildeter Organe kann aber nicht ohne weiteres auf die eigentlichen »Exzessivorgane« oder sog. hypertrophen Organe übertragen werden, wobei an solche Gebilde, wie die übergroßen Geweihen der Hirsche, Auswüchse der Nashornvögel, Kopffortsätze der Laternenträger und Rückenfortsätze der Buckelzikaden und Dynastiden erinnert sein mag. Für diese auffallenden Gebilde ist es in noch weit höherem Maße als für die auffallenden Färbungen bezeichnend, daß sie uns als Luxuserscheinungen ansprechen, die ganz vorwiegend den Männchen eigen sind, deren Erhaltung für die der Art ja auch von geringerer Bedeutung ist, als die der Weibchen. Zur Sinndeutung solcher Organe sind jene seltenen Vorkommnisse von Belang, wo bei zwei verwandten Familien ein »Exzessivorgan« in der einen nur im männlichen Geschlecht, in der anderen in beiden Geschlechtern auftritt. Solch einen Fall weisen die vom Verfasser² untersuchten Stieläugen einiger tropischer Fliegen auf. Die aus einer Verbreiterung des Kopfes entstandenen, nahezu körper-

² EGGERS, F., On the structure of the stalked eyes of *Diopsidae*, Sci. res. zool. exp. British East Africa and Uganda by V. DOGIEL and I. SOKOLOW 1914. 1 (1916) 1-32, 1 Tafel. — EGGERS, F., Diopsiden aus Deutschostafrika. Mit einem Nachwort über die Stieläugen der Diopsiden. Zool. Jb. Syst., 49 (1925) 469-500, 1 Tafel.

langen Augenstiele sind bei den Diopsiden in beiden Geschlechtern ausgebildet, bei den Achiasiden nur im männlichen. Die Untersuchung der Augen zeigte, daß speziell bei den Diopsiden sich die Augen der Ausbildung der Augenstile angepaßt haben. Die vorderen Augenflächen, mit denen allein ein Identifizieren eines vorn befindlichen Objektes — also ein binoculares Sehen — möglich ist, sind abgeflacht, haben größere und parallele Ommen, sind also auf Scharfsehen eingestellt. Die Herausbildung der Augenstile vergrößert den Gesichtswinkel und mithin die Fähigkeit des Entfernungsschätzens auf eine größere Entfernung hin. Bei den Achiasiden-Männchen hingegen sind die Augen klein, erscheinen als belanglose Knöpfchen am Ende der Augenstile, die vordere Augenfläche ist nicht modifiziert und die Herausbildung der Augenstile erscheint hier als Ballast, mit dem sich die Tiere abfinden müssen³. In beiden Familien sieht es so aus, als ob ein gerichteter Entwicklungsfaktor, die Tendenz zur Verbreiterung des Kopfes, auftrat, der schwer zu unterdrücken war. Bei den Weibchen, die für die Erhaltung der Art von besonderer Bedeutung sind, konnte er sich aber nur bei den Diopsiden durchsetzen, weil er sekundär einen erheblichen Nützlichkeitswert, die Förderung des räumlichen Sehens ergab. Dies eine Beispiel soll illustrieren, daß bei den sog. hypertrophen Organen der Männchen, selbst dann, wenn ihr Gebrauch außer Frage stünde, ihr Nützlichkeitswert keineswegs im Verhältnis zu dem aufgewandten Material steht, daß sie »relativ« lebensnichtnotwendige Organe darstellen können⁴.

Von diesem Gesichtspunkte geringeren biologischen Wertes mancher Bildungen der Männchen für die Arterhaltung aus sei zurückgreifend die sog. »Männchenschönheit« mancher Vögel und Schmetterlinge kurz gestreift. Bei einer Anzahl von Vögeln, etwa Paradiesvögeln, Pfauen, Fasanen, wird das ästhetische Moment der männlichen Färbung vor allem durch vergrößerte »Schmuckfedern«, also durch hypertrophe Organe gehoben. Wenn

³ In »Tierbau und Tierleben«, 2, 806 spricht Doflein den Augenstiel die Bedeutung von Schwebenapparaten zu. Selbst wenn er recht haben sollte, wäre das ein Faktor von anscheinend geringem biologischen Wert, der überdies erst in Erscheinung treten konnte, nachdem die Augenstile eine erhebliche Länge erreicht hatten.

⁴ Man denke auch an die abenteuerlichen Kopf- und Rückenfortsätze vieler Dynastiden, deren Männchen oft fast vollständige Zangen tragen. Es hätte nur geringer Vergrößerung dieser Gebilde bedurft, um gebrauchsfähige Zangen herzustellen, wie sie bei verwandten Arten vorliegen. Wäre der Nützlichkeitswert solcher Werkzeuge ein erheblicher, so würde es wohl kaum Arten mit unfertigen Werkzeugen geben.

wir von diesen Tieren absehen, bleiben aber noch manche Vögel, etwa die Kolibris, und Schmetterlinge, etwa Ornithopteren, bei deren Männchen nur eine besonders auffallende Färbung vorliegt, neben einer besonders ausgeprägten Verschiedenheit bei den einzelnen Arten. Diese ist bei den Kolibris sehr erheblich, deren Männchen z. B. je nach der Art gelbe, rote, grüne oder blaue metallglänzende Brustflecke auf dunklem Grunde tragen können. Daß es sich hier generell um »Exzessivfärbungen« im Sinne von reinen Luxusfärbungen handelt, ist schwer anzunehmen. Dagegen spricht die Farblosigkeit jener Teile der Flügel, die normalerweise nicht gezeigt werden, sowie speziell bei den Kolibris nach S. BECHER das Fehlen des Metallglanzes auf den Flügeln, sofern die betr. Arten Schwirrflieder und nicht Segelflieder sind. In Parallele mit den Exzessivorganen dürfte es sich aber wohl um Färbungen handeln, die so auffallend sind, daß sie bei den Weibchen, zwecks Schutz derselben, unterdrückt wurden. In Einklang mit dieser Auffassung steht die Färbung mimetischer Schmetterlinge, deren Männchen durchaus die normalen, in den betr. Familien vorkommenden Farbmuster aufweisen, während die Weibchen wahrscheinlich durch Nachahmung geschützter Vorbilder geschützt sind. Überall, wo uns sexueller Dimorphismus begegnet, pflegen indessen Sonderfaktoren wirksam zu sein, welche das Hervortreten allgemeiner Faktoren undurchsichtig gestalten. Auch der von mir angenommene Einfluß einer Auslese auf Verschiedenheit ist sicher nur ein geringer unter vielen, welche die phylogenetische Herausbildung des Farbenkleides und gelegentlich der Form mancher Tiere bedingten. Aber er ist einer, der uns noch fehlt, um besonders für viele Lepidopteren eine zureichende Erklärung ihres Aussehens zu geben.

Diskussion: v. HOLST, SÜFFERT.

18. Herr Cand. rer. nat. KURT JUNG (Zool. Institut Kiel):

Aus der Biologie der Ameisen.

W. BEECKEN beschreibt in seiner Arbeit „Über die Putz- und Säuberungshandlungen von *Apis mellifica*“ die Putzvorgänge der Honigbiene.

Danach läuft eine Putzhandlung automatisch nach einem nur der Honigbiene geläufigen Schema ab. Wenn z. B. die rechte Antenne beschmutzt wird, ergibt sich folgende Putzhandlung:

1. Das rechte Vorderbein putzt die rechte Antenne.
2. Das rechte Mittelbein putzt das rechte Vorderbein.
3. Das rechte Mittelbein wird zwischen die zusammengelegten Metatarsen der Hinterbeine gelegt und wieder hervorgezogen.
4. Die Metatarseninnenseiten der Hinterbeine werden gegeneinander abgerieben.

Wird die linke Antenne beschmutzt, so treten dieselben Vorgänge auf der linken Seite in Erscheinung. Die Reflexbahnen sind also grundsätzlich nicht überkreuzt. Immer verläuft die gesamte Putzhandlung von vorne nach hinten. Wird ein Reiz am Mittelbein gesetzt, so ist die Reihenfolge der einzelnen Putzhandlungen dieselbe; nur fallen dann alle vor dem Mittelbein liegenden Putzhandlungen aus.

Wegen der nahen Verwandtschaft der Ameisen und Bienen lag es nahe, anzunehmen, daß ähnliche schematische Putzhandlungen auch bei Ameisen anzutreffen sind.

Doch schon eine flüchtige Beobachtung lehrt, daß von einem Schema hier nicht die Rede sein kann. Wird bei Ameisen eine Antenne beschmutzt, so tritt das gleichsinnige Vorderbein, d. h. das auf der gleichen Seite befindliche Vorderbein, in Aktion und putzt die Antenne. Anschließend können aber die verschiedensten Reflexe auftreten. Entweder es wird das Vorderbein durch den Maxillarputzkamm gezogen und die Schmutzstoffe in der Infra-buccaltasche, einer Höhlung zwischen Speichelgang und Mundhöhle, abgeladen, oder es wird vorher die gleichsinnige Mandibel noch geputzt oder das gleichsinnige Auge oder auch es folgt gar kein weiterer Putzvorgang.

Die Mittel- und Hinterbeine haben überhaupt keinen Anteil an dieser Putzhandlung. Tritt eine Beschnützung des Mittelbeins ein, so treten zur Säuberung das gleichsinnige Vorderbein sowie das ungleichsinnige Vorderbein in Funktion. Das gleichsinnige putzt die Außenseite, das ungleichsinnige die Innenseite des Mittelbeins.

Das Hinterbein wird vom gleichsinnigen Mittelbein und ungleichsinnigen Vorderbein geputzt.

Waren bei den Bienen die Reflexbahnen nicht überkreuzt, so kann man hier eine deutliche Überkreuzung feststellen. Bei den Bienen haben wir den Putzvorgang schematisch von vorne nach hinten verlaufend, bei den Ameisen haben wir kein Schema, da regellos bald dies, bald jenes Bein geputzt wird, wobei die Putzbewegungen in ihrer Intensität sehr verschieden voneinander sind.

Zusammenfassend also sei gesagt: Bei den Bienen schematischer Ablauf von vorne nach hinten, bei den Ameisen, da jede vorhergehende Extremität an einer Säuberung der folgenden beteiligt ist, eine Weitergabe der Schmutzstoffe nach vorne, aber durchaus unregelmäßig, unschematisch.

Die Intensität der Säuberung richtet sich immer nach dem Grad der Beschmutzung, ferner der Besonderheit und der biologischen Bedeutung der einzelnen Körperteile. Es werden Antennen, Mandibel, Maxillartaster und Vorderbeine am stärksten geputzt. Danach Mittelbeine, Hinterbeine und Abdomen. Bei den Arbeiterinnen tritt das Putzen des Abdomen, soweit es durch Abstreichen der Hinterbeine erfolgt, nur ganz selten auf. Grade hier zeigt sich ein wichtiger Unterschied zwischen Königin und Arbeiterin. Königinnen putzen ungleich häufiger das Abdomen durch Abstreichen mit den Hinterbeinen; bedingt durch die Ausbildung der Geschlechtsorgane und der vielleicht damit verbundenen stärkeren Innervierung des Abdomens und vor allem durch Sekretstoffe, die in stärkerer Menge auftreten. Im allgemeinen sind die Putzhandlungen bei Königinnen dieselben, lediglich ist eine gleichmäßige Verteilung der Putzintensität über den ganzen Körper zu bemerken. Es werden Mittelbeine und Hinterbeine, Vorderbrust und Abdomen ungleich häufiger geputzt als bei Arbeiterinnen, wobei die Putzintensität der Antennen, Vorderbeine, Mandibel und Maxillartaster dieselbe bleibt wie bei jenen. Bei den Königinnen und Männchen kommt nun noch ein Putzvorgang hinzu, das Putzen der Flügel. Im allgemeinen werden die Schmutzstoffe durch kräftiges Schlagen der Flügel entfernt. Bei stärkerer Beschmutzung, besonders mit klebrigen Stoffen, wird der Flügelrand zwischen Sporn und Tarsen des Hinterbeins gelegt und die Tarsen über den Flügel gestrichen. Doch können auch die Mittelbeine dabei in Funktion treten, besonders bei starker Beschmutzung.

Bei den männlichen Tieren sind dieselben Putzvorgänge zu beobachten, nur mit lediglich geringerer Intensität und weniger Mannigfaltigkeit.

Wir haben also bei den Ameisen eine ganze Reihe verschiedener Putzreflexe, die unabhängig voneinander auftreten können, deren Bahnen oft überkreuzt sind und die oft nur bei Überschreitung einer bestimmten Quantität des Schmutzstoffs in Erscheinung treten.

Damit ist das Unterscheidungsvermögen in bezug auf Schmutzstoffquantität gegeben. Diese Feststellung wird bestärkt

dadurch, daß auch in der Intensität der Putzhandlung Unterschiede auftreten. Bei stärkerer Beschmutzung setzt längeres Putzen ein, als bei geringerer. Daß dieses Unterscheidungsvermögen unter bestimmten Voraussetzungen verloren gehen kann, zeigen folgende Beobachtungen:

Ich setzte zehn Aneisen einer Art, in diesem Falle *Formica rufa*, in eine saubere Petrischale und beschmutzte jede mit der gleichen Quantität dünnflüssigen Gummi arabicum an den Antennen. Bei allen ergab sich eine mehr oder minder gleiche Putzzeit bis zur vollständigen Säuberung. Dieses wiederholte ich zwölfmal hintereinander. Danach trat plötzlich eine rapide Verminderung der Putzzeit ein, die bei den folgenden Beschmutzungen abklang bis auf kurze Putzbewegungen. Ich ließ nun die Tiere 24 Stunden in Ruhe und beschmutzte sie dann wieder mit der gleichen Menge. Danach trat wieder die alte Putzzeit auf.

Eine Beobachtung in der Natur zeigt folgendes:

Aus einem Nest von *Lasius fuligonosus* wurden in den ersten Tagen des Mai einige Tiere genommen und dieselben Versuche, wie vorher erwähnt, mit ihnen angestellt. Es konnte festgestellt werden, daß die Tiere quantitative Reize unterschieden und ähnlich reagierten wie *Formica rufa*. Mitte Mai blühte ein Weißdornbusch in der Nähe des Nestes, dessen Blüten von den Ameisen besucht wurden. Die Tiere beschmutzten sich dabei mit Pollenstaub, der in den ersten Tagen oft zu langem Putzen Anlaß gab. Nach den ersten drei Tagen jedoch waren alle Tiere, die die Blüten des Busches besuchten, mehr oder minder mit Pollenstaub eingeschmutzt und es wurde nicht der Versuch unternommen, den Schmutzstoff zu entfernen. Dies war solange der Fall, wie der Weißdorn blühte und besucht wurde. Mit dem Abblühen Hand in Hand ging eine Abnahme des Besuchs und gleichzeitig eine langsame intensive Säuberung der Tiere. Nachdem keine Blüten mehr besucht wurden, wiederholte ich die vor der Blütezeit gemachten Versuche und konnte wieder dieselbe Unterscheidung von quantitativen Reizen feststellen, was in der Zwischenzeit nicht möglich gewesen war.

Diese Vorgänge zeigen, daß bei der Aktivierung der Putzhandlungen eine starke Plastizität des Nervensystems, die sich nach den jeweiligen Umständen auswirkt, vorausgesetzt werden muß.

Dies zeigt sich noch deutlicher bei folgenden Versuchen:

Beschmutzt man die Antennen einiger *Formica rufa* mit Gipspulver, dem zur Rotfärbung etwas Karmin zugesetzt wird,

so treten bald langanhaltende Putzhandlungen auf. Die Vorderbeine streichen über die Antennen, nehmen den Schmutzstoff auf, werden dann von dem Maxillarkamm, durch den die Beine gezogen werden, wieder davon befreit, und der Schmutzstoff in der Infrabuccaltasche abgeladen. Nach einiger Zeit kann man die Schmutzpartikel an den Wänden der sauberen Glasschale, in die man die Tiere vorher gebracht hat, feststellen. Nimmt man nun als Schmutzstoff etwa dickflüssiges Gummi arabicum mit Karmin, das leicht klebt, so lassen sich fast keine roten Schmutzpartikel nachher feststellen, da das Gummi arabicum die Infrabuccaltasche verklebt hat. Dagegen putzt das Tier, bei darauffolgender Beschmutzung, die Vorderbeine nicht mehr durch den Maxillarkamm, sondern durch gegenseitiges Abstreichen. In der Natur wäre dieser Fall durchaus einer Beschmutzung mit irgendwelchem Baumharz analog. Die Verhinderung einer normal geübten Putzhandlung ruft also in diesem Fall eine neue Putzhandlung, die biologisch zweckmäßig ist, hervor.

Das zeigt auch ein anderer Versuch: Nimmt man einen Zellulosefaden, der an beiden Enden einen Klebstoff trägt, und verbindet das eine Ende mit dem Vorderbein, das andere mit dem Mittelbein, so versucht das Tier zuerst den Faden durch entgegengesetztes Ziehen beider Extremitäten zu entfernen. Wenn ihm das nach einigen Versuchen nicht gelingt, so beugt es seinen Kopf nach der Seite, faßt mit seinen Mandibeln den Faden und zieht ihn so ab.

Aus diesen Versuchen dürfte ohne weiteres ersichtlich sein, daß die Ameisen über keinen eingelaufenen Mechanismus verfügen, sondern immer bestrebt sind, ihre physiologische Ganzheit, in bezug auf Putzhandlungen, wieder herzustellen, so daß man von einer Art physiologischer Regulation sprechen könnte. Ob es sich bei den inneren Faktoren dann um ererbte und lediglich sehr komplizierte Reflexmechanismen handelt oder ob diese Putzhandlungen z. T. durch selbständige, sinnliche Erfahrung der Tiere gewonnen werden und die Tiere „lernen“, sich anderer, für uns, wie es scheint äußerst zweckmäßiger Handlungen zu bedienen, ist im Augenblick nicht so ohne weiteres zu sagen. Weitere Untersuchungen sind darüber im Gange. Eine ausführliche Darstellung der Gesamtprobleme erfolgt in nächster Zeit.

19. Herr Dr. F. DUSPIVA in Gemeinschaft mit Dr. K. LINDERSTROM-LANG (Carlsberg-Laboratorium, Kopenhagen¹):

Die Keratinverdauung der Larven von *Tineola biselliella*.

Eine Anzahl von Eiweißkörpern, wie Keratin, Seide, Spongin, widerstehen in ihrer naturgegebenen Form bekanntlich den Verdauungssäften der Wirbeltiere und zeigen auch sonst eine bedeutende chemische Resistenz. Es ist aber eine ganze Anzahl von Insekten bekannt, die sich durch ihren Fraß an diesen Stoffen, die ja als Rohstoffe zu Gebrauchsgegenständen des Alltags Verwendung finden, als Schädlinge erwiesen haben. Zunächst ist es von Interesse zu erfahren, ob die betreffenden Insekten auch tatsächlich imstande sind, die Skleroproteine selbst abzubauen, oder ob sie nur von gelegentlichen Verunreinigungen derselben leben und zu deren Gewinnung den Gerüststoff mitfressen. Für einige wenige Tiere, vor allem für die Kleidermotte durch die Arbeiten von TITSCHACK² und SCHULZ³, ist es in letzter Zeit wahrscheinlich geworden, daß die Skleroproteine selbst ihre Hauptnahrung sind. Vollständig unbekannt ist aber der Weg, auf dem der Abbau zustande kommt. Sind es Enzyme mit spezifischem Wirkungsbereich, die die betreffenden Proteinstoffe aufschließen? STANKOVIĆ⁴ und Mitarbeiter berichten von einer hydrolytischen Spaltung des Federkeratins im Kropfsaft von Raubvögeln. HOBSON⁵ beschreibt bei *Lucilia*-Larven ein speziell auf Kollagen eingestelltes Enzym. Bei allen übrigen Skleroproteinfressern blieben aber Verdauungsversuche bisher negativ.

Obwohl die Erfahrung zeigt, daß die Kleidermotten auf Schafwolle nur dann gut gedeihen, wenn sie beschmutzt ist (Bedürfnis nach anorganischen Salzen, TITSCHACK), so ist doch zu erkennen, daß das Keratin der Wolle ihre Hauptnahrung ist. Sind ja in den Kotkügelchen der Raupen neben großen Mengen von Harnsäure nur ganz geringe Wollreste vorhanden (SCHULZ) und diese liegen meist in stark mazeriertem Zustand vor (TITSCHACK). Die gefressenen Haarstücke treten noch unverändert in das Mitteldarmlumen ein. Der Beginn der Verdauung äußert sich zunächst

¹ Der Aufenthalt an diesem Institut wurde mir durch ein Rockefeller-Stipendium ermöglicht, für dessen Vermittlung ich Herrn Prof. Dr. PAUL KRÜGER sehr zu danken habe.

² TITSCHACK, E., Z. techn. Biol. **10** (1922) 1.

³ SCHULZ, FR. N., Biochem. Z. **156** (1925) 24.

⁴ STANKOVIĆ, R., ARNOVLJEVILĆ, V. u. MATAVULJ, P., Z. physiol. Ch. **181** (1929) 291.

⁵ HOBSON, R. P., Biochem. J. **25** (1931) 1458.

in einem Auftreten von Längsbalken in der Rindenschicht. In weiter caudal gelegenen Abschnitten des Mitteldarmes erfolgt dann eine teilweise Isolierung von Rindenzellen. Die Cuticula umgibt als dünner Schlauch die in Lösung gehende Rinde und kollabiert, wenn das meiste gelöst ist. Aber auch die Cuticula scheint sich langsam aufzulösen, da man sie, wie auch TITSCHACK schreibt, im Kot nicht wieder findet.

Der Umstand, daß im Mitteldarm nahrungsaufnehmender Larven eine peritrophische Membran ausgebildet ist, ermöglicht eine saubere Gewinnung des Darmsaftes. Über den p_H des Darmsaftes der Motte-raupen liegen bereits von verschiedenen Autoren Bestimmungsversuche mit Indikatoren vor. Übereinstimmend wird alkalische Reaktion angegeben. Da eine genaue Kenntnis der Reaktion für die Erklärung der Aufspaltung des Keratinmoleküls von Wichtigkeit zu sein schien, wurden Bestimmungen unter Verwendung einer Glaselektrode ausgeführt⁶. Die ungemein geringen Mengen Darmsaft (ca. 0,15 mm³), die hier zur Verfügung stehen, stellten uns vor die Notwendigkeit, eine geeignete Elektrodenform zu schaffen. Die Messungen, die sowohl in Luft wie in CO₂-freier Atmosphäre ausgeführt wurden, ergaben bei Verwendung von mit Nahrung vollgefüllten Därmen und bei möglichst geringer Verdünnung Werte, die zwischen 9,6–10,2 lagen. Aus der Tatsache, daß Verdünnung trotz Verwendung CO₂-freien Wassers einen Einfluß auf die Werte hatte, ebenso eine geringfügige Verunreinigung mit Blut, kann man wohl schließen, daß die Pufferung recht gering ist.

Die Anwendung der von K. LINDERSTROM-LANG und H. HOLTER ausgearbeiteten Mikromethode ließ eine quantitative Untersuchung der Proteasen des Darmes zu. Das Gewicht eines ganzen Darmes samt Inhalt beträgt bei den verwendeten Larven (Länge 8 mm) im Durchschnitt 0,4 mg. Die genannte Methode ermöglichte es, mit dem Glycerinextrakt eines Darmes, trotz seiner geringen Größe etwa 80 Dipeptidase- oder 20 Proteinasebestimmungen auszuführen. Es ergab sich, daß sowohl im Darmsaft, wie in den Darmzellen ungemein kräftig wirkende Enzyme vorkommen. Die Dipeptidaseaktivität ist in den Darmzellen weit-aus höher als im Darminhalt. Die absoluten Enzymmengen unterliegen in den verschiedenen Darmproben starken Schwankungen, die verschiedenen physiologischen Zuständen der Sekre-

⁶ Das Tiermaterial verdanken wir Herrn Dr. A. HERFS (I. G. Werk, Leverkusen).

tionszellen entsprechen. Da in allen diesen Fällen die Proteinase- und Dipeptidaseaktivitäten unabhängig voneinander variieren, so ist es wohl möglich, daß die Dipeptidase auch bei den Mottenlarven kein Sekretionsenzym ist. Der recht alkalische Darmsaft läßt eine interessante p_H -Abhängigkeit der Proteasen erwarten. Die Kaseinspaltung hat ein Optimum bei 9,3. Der Abfall in das stärker alkalische Gebiet ist flach. Die Aminopolypeptidase spaltet bei $p_H = 8,2$ optimal. Die Dipeptidspaltung zeigt die stärkste p_H -Abhängigkeit und hat ein scharfes Optimum bei $p_H = 7,4$. Auch darin ist zu ersehen, daß dieses Enzym ein typisches Zellferment ist und im Darmsaft keine Wirkung haben kann. Vergleicht man die aufgezählten Ergebnisse mit den von SHINODA⁷ an *Bombyx mori* gewonnenen, so fällt die große Ähnlichkeit auf. Der p_H des Darmsaftes der Seidenraupe beträgt etwa 9,8. Die Proteinase hat ihr Optimum bei 9,5; die Dipeptidase bei 8,0⁸. Die Proteasen der Kleidermotten sind in den genannten Eigenschaften offensichtlich die gleichen, wie bei anderen Lepidopteren. Die Keratinverdauung wird dieser Art also nicht durch total abweichende Enzyme ermöglicht.

Präpariert man eine peritrophische Membran mit Inhalt und schließt diese rasch in eine feuchte Kammer ein, so sollte man erwarten, daß der Verdauungsvorgang wenigstens eine Zeitlang fortschreitet und sich im Mikroskop beobachten läßt. In der Tat aber sieht man kaum eine Veränderung der gefressenen Haare. Ebenso läßt sich titrimetrisch in Spaltungsansätzen, bestehend aus Mikrotomschnitten von Schafwolle, Glykokoll-NaOH-Puffer ($p_H = 10$) und Enzym (Glycerinextrakt) kein Zuwachs an Amino- oder Carboxylgruppen nachweisen, selbst wenn man den p_H des Puffers auf 11 erhöht. Wir haben nun den Darmsaft qualitativ auf verschiedene Stoffe geprüft, um einen möglichen Aktivator der Proteinase zu finden, und dabei entdeckt, daß der Darmsaft eine sehr starke Nitroprussidreaktion gibt, also Sulfhydrylverbindungen enthält. Die Reaktion tritt nur dann sehr intensiv auf, wenn der Darm wirklich mit Nahrung gefüllt ist. Um zu erfahren, ob diese Reaktion auf cysteinhaltige Peptide zurückzuführen ist, oder ob Sulfide die Ursache sind, versuchten wir Bleischwärzung zu erhalten. Eine Pb-Acetalösung gibt mit frisch-präpariertem Darmsaft Braunfärbung. Die Reaktion ist zwar

⁷ SHINODA, O., J. Biochem. **11** (1930) 345.

⁸ Da, wie wir glauben, der Autor den Temperaturkoeffizienten seiner Puffer nicht berücksichtigt hat, so dürften seine Werte um 0,3–0,5 im p_H zu alkalisch sein. Berücksichtigt man das, so ist die Übereinstimmung noch besser.

immer deutlich zu erhalten, aber nicht sehr intensiv, geht also nur auf geringe Mengen freier Sulfide zurück, die wohl durch einen Nebenprozeß gebildet werden.

Läßt man den Darminhalt einer Raupe in einer feuchten Kammer 5–10 Minuten an der Luft stehen, so erhält man keine Sulphydrylreaktion. Es findet bei der alkalischen Reaktion des Darmsaftes eine rasche Oxydation durch den Luftsauerstoff statt. Und in dieser Erscheinung ist die Erklärung dafür zu suchen, daß ein einfacher Verdauungsversuch negativ verlaufen muß. Es liegen im Darm Umstände vor, die cysteinhaltige Keratinbruchstücke entstehen lassen, es muß also ein Reduktionsmilieu vorhanden sein. Wird dieses durch Hinzutreten größerer Mengen Sauerstoffes zerstört, so scheint auch der Spaltungsprozeß sistiert zu sein.

Das Keratinmolekül ist nach den röntgenoskopischen Untersuchungen ASTBURY⁹ aus langen Polypeptidketten aufgebaut, die so angeordnet sind, daß die Hauptketten in der Längsrichtung der Faserstruktur liegen. Diese Hauptketten sind durch Bindungen und Zwischenkräfte ihrer Aminosäurereste untereinander verbunden, so daß ein netzartiges Gebilde entsteht. Die seitlichen Bindungen der Säurereste werden durch die Schwefelbrücke des Cystins, die Zwischenkräfte unter anderem durch die freien Amino- und Säuregruppen der Diamino- und Dicarbonsäuren gebildet. Auf dieser Netzstruktur und besonders auf der Stabilität der S-S-Brücke beruht die hohe chemische Widerstandsfähigkeit des Keratins. Wenn aber bei alkalischer Reaktion (p_H über 10), nach GODDARD und MICHAELIS¹⁰, durch Reduktionsmittel (Na_2S , KCN, Thioglykolsäure) die S-S-Brücke gesprengt wird, so geht das Keratin in Lösung. Das gelöste Protein kann gefällt und gereinigt werden und ist dann auch im oxydierten Zustand durch Pepsin und Trypsin verdaulich. Der Grund dafür ist wohl, daß die Netzstruktur bei der Ausfällung des einmal gelösten Eiweißkörpers nicht wieder auftritt.

Wir haben nun diese Erfahrungen zu einem Verdauungsversuch *in vitro* benutzt. Die Reduktion des Keratins (Mikrotom schnitte von Schafwollhaaren) nahmen wir mit Thioglykolsäure (0,1 n) vor, jedoch so, daß gleichzeitig mit dem Reduktionsmittel auch das Enzym (Glycerinextrakt) zugesetzt wurde, so wie der Vorgang ja auch im Darm stattfindet. Reduktion bei $p_H = 10$

⁹ ASTBURY, W. T., Trans. Faraday Soc. **29** (1933) 103.

¹⁰ GODDARD R. D. u. MICHAELIS, L., J. Biol. Chem. **106** (1934) 605.

hat die Haare in ein geeignetes Substrat für die Mottenproteinase verwandelt. Die Kontrollversuche — mit hitzeinaktiviertem Enzym angesetzt — zeigen außer einer Quellung keine weiteren Veränderungen der Haare (keine merkliche Lösung infolge zu niederm p_H). In den Spaltungsversuchen dagegen geht die Verdauung der Haare unter denselben Strukturveränderungen vor sich, wie im Raupendarm. Es wurden weiter Versuche unternommen, um zu zeigen, daß die beobachtete Auflösung der Wolle tatsächlich eine Proteinasewirkung darstellt, also auf Lösung von Peptidbindungen beruht. In Spaltungsversuchen — Ansatz wie eben beschrieben — wurde sowohl der Zuwachs an freien NH₂-Gruppen (Titration in Aceton nach LINDERSTROM-LANG) wie COOH-Gruppen (Titration in Alkohol nach WILLSTÄTTER) bestimmt. Es zeigte sich, daß äquivalente Mengen dieser Gruppen auftreten.

Die sich nun erhebende Frage, ob denn auch im Darm der Raupen die Bedingungen für eine Reduktion der S-S-Brücke gegeben sind, suchten wir durch Verfütterung von mit Redox-indikatoren gefärbter Schafwolle zu lösen. Es ergab sich, daß eine Reduktion nur im Mitteldarm erfolgte, und zwar wurde Methylenblau und Indigotetrasulfonat total, Indigodisulfonat und Gallophenin teilweise, Brilliantalizarinblau und Rosindulin GG nicht reduziert. Im Vorder- sowie Enddarm waren alle Indikatoren oxydiert. Das gefundene Potentialgebiet ist ausreichend negativ, um eine Reduktion von Cystin möglich erscheinen zu lassen, da FRUTON und CLARKE¹¹ für das System Cystin — Cystein E'₀ = — 0,35 V (bei p_H = 10) bestimmten. Daß eine Reduktion auch tatsächlich stattfindet, setzt die Existenz eines reduzierenden Agens voraus und es erhebt sich zunächst die Frage, ob dieses Agens selbst Träger von SH-Gruppen ist. Fütterungsversuche mit Baumwolle und Kasein (zur Anregung der Sekretion) ergaben ein fast vollständiges Verschwinden der Nitroprussidreaktion. Fütterungsversuche mit Baumwolle, Kasein und Redox-indikatoren zeigten das gleiche Reduktionsvermögen des Darmsaftes, wie bei Fütterung mit Schafwolle. Es liegt also ein reduzierendes Agens vor, das keine SH-Gruppen enthält. Es ist nicht anzunehmen, daß es die Spuren SH-Verbindungen sind, die offenbar bei der Enzymsekretion mit in den Darm abgegeben werden. Dieses Agens genauer zu bestimmen, ist uns bisher aber nicht gelungen.

¹¹ FRUTON J. S. u. CLARKE, H. T., J. Biol. Chem. **106** (1934) 667.

Die hemmende Wirkung von SH-Verbindungen auf Pankreasenzyme ist von GRASSMANN¹² gezeigt worden. Verwendet man zur Keratinspaltung bei Gegenwart von Thioglykolsäure statt des Raupenfermentes ein ohne Thiol gegen Kasein gleich wirksames Trypsin-Kinase-Präparat, so erhält man infolge Hemmung keine Spaltung. Die Proteinase und Aminopolypeptidase von *Tineola* wird dagegen durch 0,01 n Thiogruppen kaum nachweisbar, in der Konzentration 0,1 n nur wenig gehemmt. Die Dipeptidase von *Tineola* hat aber eine so hohe Empfindlichkeit wie das Vertebratenenzym.

Die Kleidermottenraupen können also im Gegensatz zu anderen Tieren Keratin deshalb als Nahrung ausnützen, weil sie in ihrem Darm über ein Reduktionsvermögen verfügen und Proteasen sezernieren, die gegen Reduktion in geringem Maße empfindlich sind.

Eine ausführliche Darstellung der hier berichteten Versuche erscheint in Compt. rend. Lab. Carlsberg.

Diskussion: Prof. FISCHER.

20. Herr Cand. HERBERT SICK (Kiel):

Die Bedeutung der Tympanalorgane der Lepidopteren für die Systematik.

Seit der Zeit, als HERRICH-SCHÄFFER sein Lepidopterensystem aufstellte, das sich auf das Flügelgeäder stützte, hat die Systematik der Lepidopteren keine wesentlichen Fortschritte gemacht. Es sind seitdem zwar noch vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem, den Verdauungstractus und die Gonaden vorgenommen worden; die Anwendung dieser Untersuchungen ermöglichte es aber nur, phylogenetisch ältere, also ursprüngliche Formen von höher differenzierten zu unterscheiden. Sie sind von Systematkern kaum berücksichtigt worden und genügen auch nicht zur Aufstellung einzelner Familien bzw. Familiengruppen. Die vergleichende Anatomie ermöglicht es allenfalls zu entscheiden, welche Familien der Lepidopteren an den Anfang des Systems und welche an das Ende zu stellen sind. Unter solchen Bedingungen werden heute oft Familien, die sich schon aus nicht systematisch gleichwertigen Gattungen zusammen-

¹² GRASSMANN, W., DYCKERHOFF H. u. v. SCHOENEBECK, O., Z. physiol. Chem. 186 (1929) 183.

setzen, noch ihrerseits in ziemlich wahlloser Folge aneinander gereiht. Jeder Autor folgt seinem subjektiven Ermessen, ohne seinem System zur Anerkennung verhelfen zu können. Daher ist es nicht verwunderlich, daß die alte Einteilung in Tagfalter, Schwärmer, Spinner, Eulen usw. noch heute praktisch beibehalten wird, aus dem Grunde, weil sie übersichtlich ist, obwohl wissenschaftlich unhaltbar. Dafür haben wir heute in den Tympanalorganen ein neues und sicheres systematisches Merkmal.

Nach Untersuchungen, die wir EGGLERS verdanken, kennen wir bei den Lepidopteren mehrere Typen von Tympanalorganen, und zwar kommt in der Regel bei mehreren der bisherigen Familien dasselbe Organ vor. Es stellte sich heraus, daß Familien, die in den bisherigen Systemen oft weit voneinander getrennt worden waren, oder deren Stellung überhaupt nicht sichergestellt werden konnte, auf Grund des gleichen Tympanalorgans zusammengehören und somit eine systematische Einheit bilden. Es könnte hier vielleicht der Einwand gemacht werden, daß die gleichen Typen der Tympanalorgane verschiedener Familien auf phyletischer Konvergenz beruhen. Er wird von Kennern dieser Organe zurückgewiesen werden. Organe des gleichen Typus sind viel zu kompliziert gebaut und in allen Einzelheiten übereinstimmend, als daß an ihrer Homophylie gezweifelt werden dürfte. Sicher ist es ausgeschlossen, daß Träger eines Typus näher verwandt sind mit Trägern anderer Tympanalorgane. Eher wäre eine Verwandtschaftsbeziehung zu Lepidopteren, die überhaupt kein Tympanalorgan besitzen, annehmbar.

Folgende Typen von Tympanalorganen sind bislang festgestellt worden:

I. zwei Hauptgruppen:

1. thoracale,
2. abdominale.

Die thoracalen Tympanalorgane stellen einen verhältnismäßig einheitlichen Typus dar, die abdominalen Organe aber können wir in 5 recht unterschiedliche Untertypen zerlegen:

- a) Geometriden,
- b) Drepaniden und Cymatophoriden,
- c) Uraniden und Epipleiden,
- e) Pyraliden,
- f) Axiiden.

Es besteht kaum Wahrscheinlichkeit, daß noch weitere Tympanalorgantypen gefunden werden, es sei denn, daß noch nicht

bearbeitete exotische Familien einen weiteren Typus aufweisen. Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich besonders auf die Stellung der Epiplemiden im System, weiter auf die Einreihung mehrerer Gattungen bzw. Arten im System, deren systematische Stellung bisher unsicher war, und die in jedem System an anderer Stelle zu finden sind. Ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Familien konnte auf Grund der Ausbildung oder des Fehlens eines Organes bewiesen werden.

Die Epiplemiden sind eine exotische Lepidopterenfamilie, die ein spannerähnliches Äußeres haben. Sie haben, wie ich feststellen konnte, unzweifelhaft nächste Beziehungen zu den Uraniden. Bei beiden bisher fälschlich getrennten Familien haben wir den für diese so bezeichnenden Sexualdimorphismus, der durch die Lage der Organe in beiden Geschlechtern verschiedenen, aber beiden Familien gleichen Segmenten charakterisiert ist. Es bestehen überdies bei den Uraniden und Epiplemiden Zwischenstufen in der Ausbildung der Organe, die es sogar schwer machen, diese beiden Familien auseinander zu halten. Andererseits war es mir möglich, Gattungen und Arten, die bisher fälschlich nach dem Geäder oder lediglich außerdem Habitus zu den Epiplemiden gestellt wurden, von diesen zu trennen und zu bestimmten Familien, unter Umständen sogar Unterfamilien als zugehörig zu erkennen, z. B. Geometriden auf Grund der äußeren Ähnlichkeit. So haben die Epicopeiden, die dem Habitus nach den Uraniden recht ähnlich sind, und von HAMPSOM hierher gestellt werden, keine Beziehungen zu dieser Gruppe, sondern eher zu den Zygaeniden, wo sie im System von »SEITZ« stehen. Ebenso steht es mit den Gattungen *Sematura*, *Homidiana* usw. aus dem amerikanischen Faunenbezirk, die dem Habitus nach nicht von den Uraniden zu trennen sind. Sie werden im »SEITZ« mit der indo-australischen Uranidengattung *Nyctalaemon* verglichen, was offensichtlich falsch ist. *Sematura* hat, wenn überhaupt von der Ausbildung eines Tympanalorgans gesprochen werden kann, einen ganz anderen Typus.

Untersuchungen an Arten mit thoracalen Tympanalorganen zeitigten teilweise überraschende Ergebnisse. *Diloba caeruleocephala*, deren Stellung von jeher recht unsicher war, gehört in die Nähe von *Demas coryli*, also im weiteren Sinne zu den Acronyctinen. Der Bau des Tympanalorgans der beiden oben genannten Arten stimmt so sehr in allen Einzelheiten überein, daß die Zugehörigkeit zu einer Gattung wahrscheinlich ist. Die Stellung

im »SEITZ«, wo *Diloba* bei den Cymatophoriden eingereiht wird, ist ganz zweifellos falsch, ebenso im Katalog von STAUDINGER-REREL, wo sie in der Nähe von *Bryophila*, einer ganz anderen Noctuide steht. In die Gattung *Demas-Diloba* gehört auch noch *Miselia oxiacanthae* hinein, da auch bei dieser Art die Ausbildung des Tympanalorgans dieselbe ist. Wenn RICHARDS in seiner Arbeit: »Comparativ skeletal Morphology of the Noctuid Tympanum« die Gattung *Trachea* ebenfalls zu den Acranyctinen stellen will, so geht aus einer genauen Untersuchung hervor, daß dies nicht angebracht ist.

Einen sehr abweichenden Tympanalorgantypus hat die Gattung *Axia*, der von FORBES in Amerika erst vor kurzer Zeit entdeckt wurde. Das Organ liegt im siebenten Abdominalsegment. Demnach ist die Stellung im »SEITZ« unhaltbar geworden, wo diese Gattung zu den Cymatophoriden gerechnet wird. Sie bildet eine selbständige Familie, die den Namen Axiidae verdient.

Die bisherige Trennung der Drepaniden und Cymatophoriden ist auf Grund der Gleichheit ihrer Tympanalorgane nicht berechtigt. Wir müssen diese zu einer Familie zusammenfassen, die keine Beziehung zu anderen hat, die höchstens in zwei gleichwertige Unterfamilien getrennt werden kann.

Dieser Möglichkeit, Familien, die bislang getrennt waren, zusammenzufassen, geht die Möglichkeit der Aufspaltung heterogen zusammengesetzter Familien parallel. Die Untersuchung einer neuen Syntomide ergab folgendes: *Apisa arabica* hat ein wohlentwickeltes Tympanalorgan, desgleichen die Syntomide *Dysauxis ancilla*. Die echten Syntomiden mit *S. phegea* als Typus dagegen haben kein Tympanalorgan. Dieser grundlegende Unterschied berechtigt, die Dysauxiden aus dem Verbande der Syntomiden herauszunehmen und ihnen eine selbständige Stellung als Familie der Dysauxidae zu geben. Hier ist anschließend noch zu bemerken, daß besonders die in der nearktisch-neotropischen Fauna im »SEITZ« die auf die Syntomiden folgenden Gattungen keineswegs einem einheitlichen Typus angehören. So neigt z. B. *Cyanopepla fidia* stark zu den Agaristiden hinüber, die innerhalb der thoracalen Tympanalorgane einen eigenen Typus aufweisen. Beziehungen der Dysauxiden zu den Arctiiden bestehen nicht.

In bezug auf diejenigen Gruppen, die kein Tympanalorgan besitzen, sind uns dennoch Möglichkeiten gegeben, exakte systematische Unterschiede durch Untersuchungen der oft sehr kom-

pliziert gebauten metathoracalen Region festzustellen. Die Grenzregion von Thorax und Abdomen, in der die Tympanalorgane zu liegen pflegen, ist die komplizierteste am Körper der Lepidopteren. In ihr lassen sich daher am ehesten Merkmale finden, die für den Systematiker brauchbar sind. Besonders die Gruppen, bei denen scheinbar ein thoracales Tympanalorgan angelegt ist, müssen hier genannt werden (Lasiocampiden usw.).

Wenn ich zum Schluß die Hauptergebnisse noch einmal zusammenfasse, so ergibt sich folgendes: Wir können auf Grund der Tympanalorgane innerhalb der Lepidopteren 6 Familiengruppen scharf trennen. Innerhalb dieser Gruppen können wir Familien zusammenfassen oder aufspalten je nach gleicher oder verschiedener Ausbildung des Organs. Gattungen und Species, deren systematische Einreihung bislang nicht exakt erfolgen konnte, können wir eine Stellung innerhalb der 6 Gruppen zuweisen. Die diesbezüglichen Untersuchungen zeigen, daß der Systematiker das Tympanalorgan unbedingt berücksichtigen muß, wenn er grobe Fehlschlüsse vermeiden will. Eine eingehende Darstellung über dieses Thema wird demnächst eine ausführliche Arbeit bringen.

21. Herr CLIFFORD H. MORTIMER¹ (Berlin-Dahlem, K.-W.-I., Abteilung Prof. M. HARTMANN):

Experimentelle und cytologische Untersuchungen über den Generationszyklus der Cladoceren.

Unter dem Generationszyklus der Cladoceren versteht man eine mehr oder weniger periodische Abwechslung von parthenogenetischer und bisexueller Fortpflanzung. Im typischen Falle besteht die Population im Frühjahr und Sommer aus parthenogenetischen ♀♀, die parthenogenetische Eier oft in großer Zahl produzieren, die sich sofort ohne Befruchtung als ♀♀ entwickeln. Der Eintritt der Bisexualität ist gekennzeichnet durch das Entstehen von ♂♂ aus den parthenogenetischen Bruten und das Auftreten von Geschlechts-♀♀ oder Ephippial-♀♀, welche die großen dunklen Geschlechtseier im Ovar heranbilden und die Umbildung der Schale — das Ephippium — tragen, in das das Geschlechtsei oder Winterei gelegt wird. Diese Eier gelangen nur nach Befruchtung und einer längeren Ruheperiode im abgeworfenen Ephippium zur weiteren Entwicklung (ausnahmslos) als ♀♀. Aus

¹ Jetzt: Wray Castle, Nr. Ambleside, Westmorland (Engl.).

dem Winterei, welches in seinem schützenden Ephiippium äußerst widerstandsfähig gegen ungünstige Außenbedingungen — Einfrieren, Austrocknen — ist, schlüpft nach Wiederherstellung der günstigen Lebensbedingungen das Exephippio-♀ und ein neuer Zyklus beginnt.

Die Periodizität dieses Generationswechsels ist von Art zu Art und von Form zu Form sehr verschieden, sie scheint aber im allgemeinen den speziellen Lebensverhältnissen des Tieres angepaßt zu sein. Gerade in dieser Angepaßtheit sah WEISMANN das Wesentliche des Generationszyklus der Daphniden. Da er den Einfluß von irgendwelchen Außenfaktoren auf die periodische Auslösung von Bisexualität nicht entdecken konnte, nahm er an, daß dies lediglich durch innere Faktoren zyklisch bedingt sei. Dieser innere erblich bedingte Rhythmus ist für jede Art verschieden und durch Selektion an die verschiedensten Gewässer angepaßt; er spielt sich zwangsläufig ab, so daß nach einer gewissen Zahl von parthenogenetischen Generationen Bisexualität eintreten muß. Da WEISMANN (1879) in seinem monumentalen Werk zum ersten Male die Fortpflanzungsvorgänge der Daphniden eingehend beschrieb, ist es nicht verwunderlich, daß seine Deutung der inneren Bedingtheit des Zyklus seither, trotz gegensätzlicher Befunde, allgemein angenommen wurde, zumal diese Befunde höchst widerspruchsvoll waren. Es sind jedoch viele Beobachtungen sowohl in der Natur wie auch in Kulturen gemacht worden, die es wahrscheinlich machen, daß der Zyklus stark von Außenfaktoren abhängig ist. Eine Bisexualität auslösende Wirkung konnte für folgende Faktoren mehrfach angedeutet oder festgestellt werden: tiefe Temperatur, extrem hohe Temperatur, Futtermangel, Salzkonzentration des Kulturmediums, p_{H_2} des Kulturmediums und Übervölkerung, deren Einfluß gewöhnlich durch die Anhäufung von Exkretprodukten erklärt wird. BANTA und BROWN (1929), die den Einfluß des letzteren Faktors eingehend untersucht haben, stellten fest, daß das Entstehen von ♂♂ in Übervölkerungskulturen immer von einer Herabsetzung der Stoffwechselrate der Mütter begleitet wurde, und sehen mit anderen das Auftreten von Bisexualität als kausal verknüpft mit dieser Herabsetzung der Stoffwechselrate oder mit einem Depressionszustand. WOLTERECK (1911) begrenzt den Einfluß von Außenfaktoren auf eine »labile Periode«, »die zwischen einer vorhergehenden Periode unbedingter Parthenogenesis und einer nachfolgenden Periode ebenso unbedingter Bisexualität liegt«.

Angesichts der vielen negativen oder widersprechenden Versuchsergebnisse und der äußerst verschiedenen Betonung der Rolle dieses oder jenes Faktors, kann die Frage der Bedingtheit des Zyklus keineswegs als geklärt gelten. Daß eine Übereinstimmung fehlt, wird verständlich, wenn man die Verschiedenartigkeit und oft die Unzulänglichkeit der bisher angewandten Kulturmethoden betrachtet. Teichwasser oder Mistjauche als Medium oder irgendwelches unkontrollierbares, ungünstiges Futter kann nicht den Forderungen genügen, die wir an eine exakte experimentelle Analyse dieser Fragestellung stellen müssen. Es war daher meine erste Aufgabe, eine einwandfreie Methodik auszuarbeiten, bei der möglichst alle Milieubedingungen genau analysierbar sind, und ich habe die für Protisten und Algen in der Abteilung von Prof. HARTMANN ausgearbeiteten Reinkulturmethoden angewandt. Verschiedene Cladocerenarten wurden in einer entsprechenden Verdünnung von Erdabkochung kultiviert. Dieses Medium stellt, nach allen unseren Erfahrungen, eine äußerst konstante und für viele Protisten und niedrige Organismen eine sehr günstige Kulturflüssigkeit dar. Als Futter wurde der Flagellat *Gonium tetras* zugesetzt, der auf Agarplatten rein gezüchtet wurde. Die Tiere wurden allwöchentlich in frisches Medium übertragen; alle entscheidenden Versuche wurden an Klonen durchgeführt. Mit dieser exakten Methodik gerüstet, konnte ich das Hauptproblem in Angriff nehmen: Hängt der Generationszyklus von einem inneren festgelegten Rhythmus ab, oder spielen irgendwelche experimentell erfaßbare Außenfaktoren die ausschlaggebende Rolle bei diesem Geschehen? Muß also Bisexualität unter allen Lebensbedingungen nach einer gewissen Folge von parthenogenetischen Generationen auftreten? Das Experiment soll entscheiden.

Einzelkulturen wurden mit reichlichem Futter und bei Zimmertemperatur über eine Periode von etwa 16 Monaten gehalten, indem jedesmal nach der Geburt ein Tier des ersten Wurfes weiter kultiviert wurde. Innerhalb dieser Zeit erreichte *Daphnia magna* eine durchschnittliche parthenogenetische Generationszahl von 61, *D. pulex* von 64, *Chydorus sphaericus* von 88, *Scapholeberis mucronata* 61 und *D. cucullata* — innerhalb 8 Monate — 33. In keiner der Kulturen, Reservekulturen usw. traten zweigeschlechtliche Formen auf, obwohl die Versuchsdauer weit über die Periode hinausging, in der Bisexualität in der Natur eingetreten wäre. Auch zeigten die Tiere unter diesen Kulturbedingungen eine be-

merkenswerte Konstanz des Lebensrhythmus. Dies und das völlige Ausbleiben von Depressionen läßt mich vermuten, daß Parthenogenese unter diesen Bedingungen dauernd aufrecht erhalten werden könnte.

Folglich blieb nur nachzuprüfen, ob gewisse Änderungen von den Außenbedingungen imstande waren, Bisexualität bei diesen Formen auszulösen. Es gelang mir durch tiefe Temperatur und Futtermangel in Einzelkulturen und durch Übervölkerung in Massenkulturen das Auftreten von zweigeschlechtlichen Formen bei allen oben angeführten Arten zu erzwingen. In welchem Grade das geschah, ist aus der Tabelle ersichtlich.

In Versuchen, die die Wirkungsweise der Außenfaktoren erhellen sollten, zeigte es sich unter anderem, daß bei der Auslösung von ♂-Bildung durch Übervölkerung diese nur erfolgt, wenn Übervölkerung während der letzten Häutungsperiode vor der Eiablage einwirkt. Durch Einwirkung von Schocks von extrem tiefen und extrem hohen Temperatur während dieser kritischen Periode, konnten gelegentlich ♂♂ in der Nachkommenschaft erzeugt werden.

Die Tatsache, daß parthenogenetische Eier in ihren späteren Wachstumsstadien zu ♂-Eier umgestimmt werden können, zeigt, daß eine cytologische Untersuchung der Reifungsvorgänge der 2 parthenogenetischen Eiersorten, verglichen mit denjenigen der Geschlechtseier, von Interesse sein würde. Dazu kommen andere Fragen, die schon lange einer Antwort harren. Ist auch hier, wie bei den Blattläusen, die Tatsache, daß das Produkt der Befruchtung immer ein ♀ ist, dadurch zu erklären, daß eine Degeneration des vermutlich ♂-bestimmenden Teils der Spermien stattfindet? Findet auch hier eine Chromosomelimination im ♂-Ei statt?

Äußerst wenig ist über die Chromosomenverhältnisse der Cladoceren bekannt. KÜHN (1908) hat die diploide Zahl 8 im Soma und im parthenogenetischen Ei von *Daphnia pulex* festgestellt. Dies wurde mehrfach bestätigt. ALLEN und BANTA (1929) brachten den bisher einzigen direkten Beweis der immer angenommenen Haploidie des Geschlechtseies ($2n = 22$, $n = 11$) bei *Moina macrocopa*. CHAMBERS (1913) beschrieb eine Degeneration eines Teils der Spermien bei *Simocephalus vetulus*, die aber TAYLOR (1915) bei *D. pulex* bestritt. Neuerdings behauptet REY (1934) zwei Spermientypen, die eine mit 4, die andere mit 5 Chromosomen, bei *D. pulex* beobachtet zu haben. Mit diesen Feststellungen ist unsere äußerst geringe Kenntnis der cytologischen

Grundlagen des Generationszyklus erschöpft. Dies dürfte zum großen Teil an dem äußerst spröden und schwierigen Material liegen.

Auszug aus den Tabellen zum Vergleich von Außenfaktoren in ihrem Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen und die Ehippiumbildung bei *Daphnia magna*.

Einwirkende Außenfaktoren	Gesamtzahl der untersuchten Mütter	Durchschnittl. Versuchsdauer in Tagen	Gesamtzahl der Nachkommenschaft			Gesamtzahl Ephippien	% ♂♂ i.d. Nachkommenschaft
			♀♀	♂♂	♀♀+♂♂		
Kontrollen: reichlichernährte (22° C) Einzelkulturen . . .	80	40	10 947	0	10 947	0	0
Tiefe Temperatur a) 12° C . . .	60	40	1 962	6	1 968	0	0,3
b) 10° C . . .	80	39	1 001	13	1 014	1	1,2
c) 8° C . . .	100	39	284	9	293	8	3,1
Futtermangel a) Knappe Ernährung ($1/10$ reichlich) . . .	80	40	1 125	14	1 139	3	1,2
b) Hunger . . .	100	40	205	8	213	10	3,8
Übervölkerung. a) schwach: 20 Tiere pro 100 cm ³ Medium . . .	120	37	3 115	35	3 150	0	1,1
b) stark: 50 Tiere 100 cm ³ Medium	300	37	2 266	102	2 368	5	4,3
Kombinierte Außenfaktoren. a) Tiefe Temp. (10° C) + Futtermangel ($1/10$ reichlich)	40	39	63	5	68	15	7,3
b) Tiefe Temp. (10° C) + Übervölkerung (50 Tiere 100 cm ³ Medium) . . .	300	39	149	22	171	6	12,9
Übervölkerung, (50 Tiere, 100 cm ³ Medium) + Futtermangel ($1/10$ reichlich) . .	300	39	198	34	232	39	14,7

Das Muttertier häutet sich regelmäßig 15–20 Minuten vor dem Eiübertritt in den Brutraum. Zu dieser Zeit ist die einzige Reifeteilung, die bei den parthenogenetischen Eiern festzustellen ist, fast ausnahmslos in der Metaphase. 15–20 Minuten nach der Ablage ist die Teilung in der Anaphase, wobei in beiden Tochterplatten eine Chromosomenzahl von 20 für *Daphnia magna* und 24 für *D. pulex*¹ festzustellen ist. In *D. magna*-Material, in dem teilweise 20% ♂♂ in der Nachkommenschaft erzeugt wurden, konnte ich niemals eindeutig weniger als 20 Chromosomen in den parthenogenetischen Eiern entdecken. Die inzwischen eingetretene Feststellung der Chromosomenzahl in den Spermatogonien von dieser Form hat dann die mühsame Suche nach eventuellen besonderen Reifungsvorgängen in den ♂-Eiern erübriggt. Eine analoge Untersuchung der Reifeteilung des Geschlechtseies wies 2 Teilungen auf, die eine Reduktion auf die haploide Zahl 10 für *D. magna* und 12 für *D. pulex* bewirkten. Nur in den Spermatogonien von *D. magna* gelang mir die Feststellung von ebenfalls 20 Chromosomen. Durch enge Zusammenballung der Kernteilungsfiguren entzogen sich die Einzelheiten der Reifung der Analyse. Aber diese ist offenbar normal. Eine Degeneration eines Teils der Spermien oder einen Spermium-dimorphismus konnte ich nicht beobachten.

Mit diesen Feststellungen ist hier zum erstenmal ein Beweis der Diploidie des Cladoceren-♂ erbracht und ALLEN und BANTAS Nachweis der Haploidie des Geschlechtseies bestärkt. Aber diese hier festgestellte diploide Zahl (24) für *D. pulex* weicht stark von der Angabe von KÜHN und anderen — nämlich diploid 8 — ab. Nur SCHRADER (1926) fand bei einer *D. pulex*-Form, bei der das sonst typische Geschlechtsei sich parthenogenetisch zu entwickeln vermag, daß dieses »pseudo-sexual«-Ei, wie das parthogenetische, 24 Chromosomen besaß. Ich wollte nicht mit SCHRADER hier eine Hexaploidie annehmen, sondern vermutete, daß 24 die diploide Zahl für *D. pulex* ist und daß Verklumpungen in diesem ungünstigen Material andere Autoren zu geringeren Abschätzungen geführt haben. Diese Annahme wurde bestärkt durch die Tatsache, daß KÜHN und andere mehr als 8 Chromosomen gesehen haben. Ferner sind die diploiden Zahlen für *D. magna* (20), für *D. pulex* (24) und für *Moina macrocופה* (22) — alle Mitglieder der Familie Daphnidiae — in guter Übereinstimmung.

¹ Die Abbildungen werden demnächst in einer umfangreicherem Arbeit publiziert.

Es kann jetzt zusammenfassend gesagt werden, daß unter gewissen Kulturbedingungen Parthenogenese der ausschließliche Fortpflanzungsmodus sein kann, daß ein sich parthenogenetisch fortpflanzendes Tier zu jeder Zeit durch verschiedene — also keine spezifische — Außenfaktoren zur Bisexualität gezwungen werden kann. Ein Cladoceren-♀ kann, je nach den vorherrschenden Außenbedingungen, 3 Sorten von Eiern bilden. Die ersten 2 Sorten sind diploid, besitzen dieselben Chromosomenzahl, machen nur eine Reifeteilung durch, entwickeln sich parthogenetisch und unterscheiden sich nur dadurch, daß die eine Sorte ♀♀, die andere ♂♂ erzeugt. Die dritte Sorte, die sich auch in ihrem Wachstum und morphologischer Beschaffenheit von den anderen unterscheidet, macht zwei Reifeteilungen durch, wobei eine Reduktion auf die haploide Chromosomenzahl erfolgt, ist befruchtungsbedürftig und entwickelt sich stets als ein ♀. Das ♂ ist diploid und der Verlauf der Spermatogenese offenbar normal. Ein Spermiedimorphismus oder ein Geschlechtschromosomkomplex konnte nicht nachgewiesen werden. Diese Ergebnisse deuten auf eine phänotypische Geschlechtsbestimmung.

Diskussion: Prof. HARTMANN, Prof. KÜHN.

Literatur:

ALLEN, E. und BANTA, A. M., Growth and maturation in the parthenogenetic and sexual eggs of *Moina macrocopa*. J. Morph. and Physiol. 48 (1929). — BANTA, A. M. und BROWN, L. A., Control of sex in Cladocera IV. Physiologie. Zool. 2 (1929). — CHAMBERS, R., The spermatogenesis of a Daphnid (*Simorephalus retulus*). Biol. Bull. 25 (1913). — KÜHN, A., Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren: *Daphnia pulex* und *Polyphelemus pediculus*. Arch. Zellforsch. 1 (1908). — REY, P., La formule chromosomiale de *Daphnia pulex*. Bull. soc. zool. France 59 (1934). — TAYLOR, M., Note on the number of chromosomes in the ♂ of *Daphnia pulex*. Zool. Anz. 45 (1915). — WEISMANN, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden: Die Entstehung der zyklischen Fortpflanzung bei Daphnoiden. Z. wiss. Zool. 33 (1879). — WOLTER-ECK, R., Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Intern. Rev. Hydrobiol. 4 (1911).

22. Herr Dr. OTTO SCHINDLER:

Zur Biologie der Larven von Barsch (*Perca fluviatilis* L.) und Hecht (*Esox lucius* L.) (Vortrag mit Film.)

(Aus der Zoologischen Sammlung des bayerischen Staates.)

(Mit 8 Abbildungen.)

Die Larven und auch die Jungfische der einzelnen Familien unserer einheimischen Süßwasserfische zeigen in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen ein ganz charakteristisches Verhalten, nach

dem allein man in den meisten Fällen schon feststellen kann, zu welcher Familie die betreffende Brut gehört. Im folgenden sollen als Beispiel nur zwei Fischarten (Flußbarsch und Hecht) herausgegriffen werden, die ein extrem verschiedenes Verhalten aufweisen.

Der Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L.) legt seine Eier in einem Band — besser gesagt in zwei Bändern, die an den Seiten

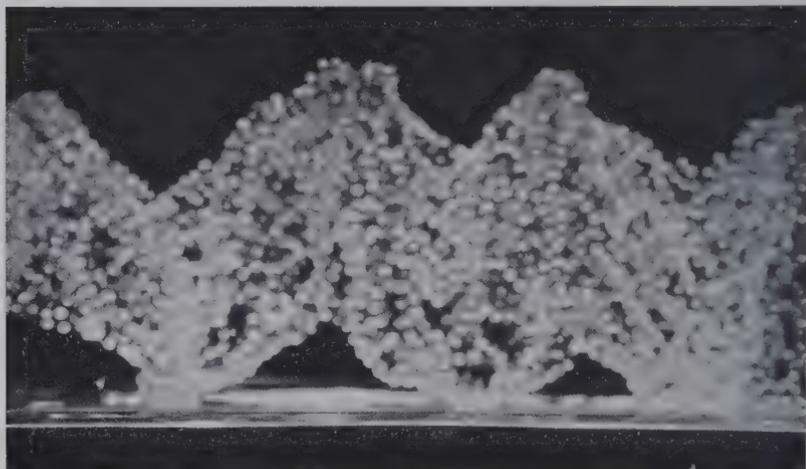


Abb. 1. Barschlaich, Teilansicht des mittleren Abschnittes.
(Aufnahme von Herrn Prof. Dr. E. WAGLER.)

miteinander verbunden sind — meist über Wasserpflanzen ab (Abb. 1). Charawiesen und Potamogeton werden zur Eiablage gerne gewählt.

Die Embryonen brauchen 140 bis 205 Tagesgrade (— Anzahl der Tage mal Wassertemperatur in Grad C) von der Eiablage bis zum Schlüpfen. Der Zeitunterschied zwischen den zuerst und den zuletzt schlüpfenden Fischchen ist ziemlich groß. Die Hauptmasse der Larven schlüpft nach meinen Beobachtungen nach 160 bis 190 Tagesgraden. Meine diesbezüglichen Angaben in der Fischereizeitung 1934¹ sind etwas niedrig, ich wurde damals durch frühere Veröffentlichungen, in denen viel geringere Zahlen angegeben waren, veranlaßt, nur die untere Grenze (140 bis 160 Tagesgrade) anzuführen. Neuerdings konnte ich Beobachtungen anstellen, durch die sich die Frage klar entscheiden ließ.

¹ SCHINDLER, O., Über die Brut von vier einheimischen Süßwasserfischen. Allgem. Fischerei-Zeitung, Jahrg. 59, Nr. 20, Oktober 1934.

Schon 90 bis 100 Tagesgrade nach der Befruchtung, also ungefähr in der Mitte der Zeit zwischen Befruchtung und Schlüpfen, kann man sehr lebhafte Bewegungen der Embryonen im Ei feststellen. Die Embryonen zeigen zu dieser Zeit erst äußerst geringe Pigmentierung der Augen, die sich in der Färbung noch nicht vom übrigen glasklaren Körper abheben. Mit zunehmendem Alter verstärken und beschleunigen sich die Bewegungen der Embryonen im Ei zusehends, wobei sich mit Hilfe des Filmes folgender Rhythmus der Bewegung deutlich erkennen ließ: Das Tierchen schlägt einige Male mit dem Schwanz gegen den Körper und wieder zurück gegen die Eihülle, wobei zunächst der Körper seine Lage nur wenig verändert. Dann wird der ganze Körper in der Richtung des Kopfes um ein kleines Stück im Ei herumgeschoben und sobald der Körper wieder in Ruhe gekommen ist, folgen lebhafte fächelnde Bewegungen mit den Brustflossen. Diese Bewegungen der Brustflossen sind wohl vor allem wichtig für die Atmung, indem sie die Flüssigkeit an den Atmungsorganen vorbeitreiben; in diesem Entwicklungsstadium dient nach den Untersuchungen von KRYŽANOVSKY² vor allem die vaskularisierte Oberfläche des Dottersackes als Atmungsorgan. Die beiden zuerst besprochenen Bewegungen — Schlagen des Schwanzes und Drehung des Körpers — haben offenbar verschiedene Bedeutungen. Sie bringen ebenfalls die Flüssigkeit im Ei in Bewegung und begünstigen dadurch die Atmung; ferner wird durch die bei den Barschen ausnehmend starken und häufigen Bewegungen sicherlich die Körpermuskulatur gestärkt, was bei ihnen besonders wichtig ist, da sie sofort nach dem Schlüpfen mit lebhaften Schwimmbewegungen beginnen. Das Rückschlagen des Schwanzes unterstützt außerdem in der letzten Zeit vor dem Schlüpfen das Dehnen und Sprengen der Eihülle.

Daß die Bewegungen der Embryonen im Ei zur Ausbildung der Muskulatur an und für sich notwendig sind, erscheint allerdings nach den Untersuchungen von HARRISON und HOLTFRETER an Amphibienlarven (wie ich durch mündliche Mitteilung von Herrn Dr. HOLTFRETER erfuhr) widerlegt. Sie betäubten nämlich die Embryonen im Ei, so daß zwar die Atmung nicht unterbunden war, jedoch keine anderen Bewegungen mehr ausgeführt wurden. Trotzdem schwammen die Larven nach dem Schlüpfen normal herum. Sind die kleinen Barsche geschlüpft, so beginnen sie sofort

² KRYŽANOVSKY, S. G., Die Atmungsorgane der Fischlarven. Zool. Jb. **58** (1934) Heft 1.

mit lebhaften Schwimmbewegungen. Sie steigen in steiler Bahn, durch rasche Bewegungen des langen Schwanzes — der postanale Körperabschnitt ist bedeutend länger als der präanale — und der Brustflossen vorwärts getrieben, gegen die Wasseroberfläche, schwimmen meist ein Stück unter ihr entlang und lassen sich dann mit dem Kopf voraus wieder absinken. Manchmal lassen sie sich auch sofort wieder absinken, nachdem sie an die Wasseroberfläche angestoßen sind. Häufig schwimmen sie, bevor sie auf

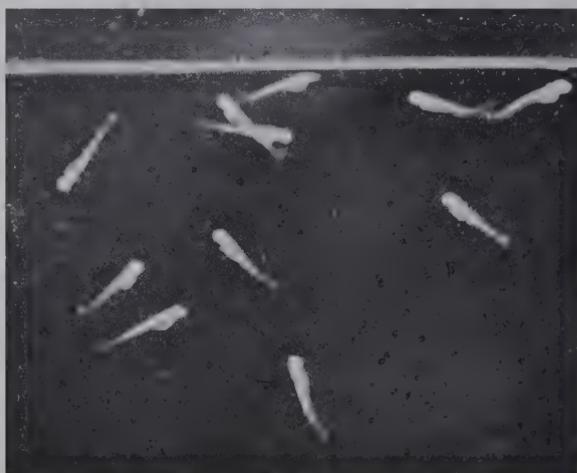


Abb. 2. Eben geschlüpfte Barschlarven in verschiedenen Schwimmstellungen.

dem Boden angekommen sind, wieder nach oben. Nur von Zeit zu Zeit lassen sie sich bis zum Boden fallen, wo sie ganz kurz ausruhen, dann beginnt die Wanderung von neuem. Sie bleiben also, zum Unterschied von den meisten anderen einheimischen Fischlarven, gleich nach dem Schlüpfen in ununterbrochener Bewegung. Die Abb. 2 zeigt einige Fische in verschiedenen Bewegungsstadien.

Ein großer Öltropfen im kranialen Teile des Dottersackes (Abb. 2a), durch den das spezifische Gewicht des Dottersackes verringert wird, dürfte den Larven, deren Schwimmblase ja im Anfang noch kein Gas enthält, das Schwimmen erleichtern. Der Öltropfen wird auch zuletzt aufgebracht, er ist noch, mindestens zum größten Teil, nach Aufzehrung des Dotters vorhanden.

Das rasche Aufsteigen an die Oberfläche dürfte damit zusammenhängen, daß die Fischchen sehr bald ihre Schwimmblase

mit Luft füllen müssen, die sie an der Wasseroberfläche aufschnappen. Ein sicherer Beweis für diese Annahme liegt zwar noch nicht vor. Nach den Untersuchungen von v. LEDEBUR³ und WUNDER (briefliche Mitteilung) erscheint es jedoch wahrscheinlich, daß auch bei den Barschlarven, ebenso wie bei den Larven anderer Süßwasserfische, die erste Füllung der Schwimmblase mit Luft erfolgt, die an der Oberfläche des Wassers auf-

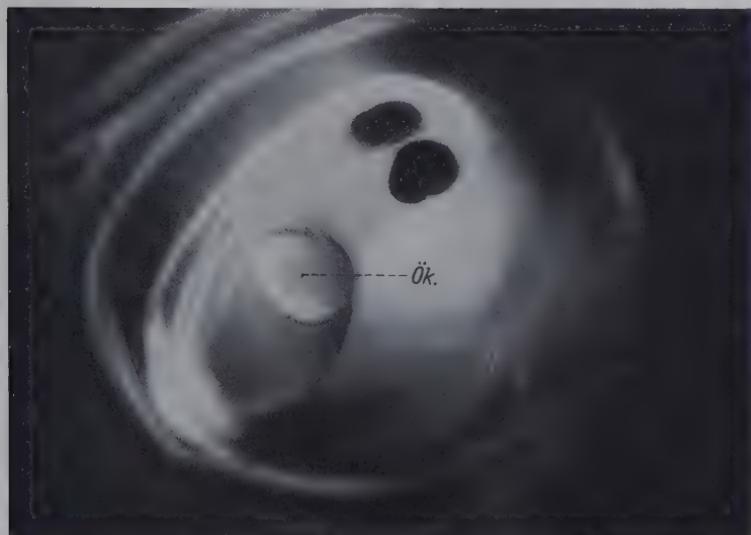


Abb. 2 a. Barsch ei mit Embryo, kurze Zeit vor dem Schlüpfen. Ök. = Ölkugel.

geschnappt wird. Die Fischchen müssen sich dann sozusagen beeilen, die Schwimmblase mit Luft zu füllen, bevor der Verbindungsgang zwischen Mund und Schwimmblase verschlossen wird.

Nach einigen Tagen, wenn der Dottersack fast aufgebraucht ist, und die Fischchen anfangen nach Nahrung zu schnappen, nehmen sie beim Schwimmen eine horizontale Lage ein. Sie sind ausdauernde Schwimmer, die zwar nicht schnell, aber stetig und gleichmäßig schwimmen. Meist halten sie sich in Schwärmen — oft von vielen Tausenden — zusammen.

Ganz im Gegensatz zu den Barschlarven machen die Larven des Hechtes (*Esox lucius* L.) nach dem Schlüpfen eine Zeit der

³ v. LEDEBUR, Beiträge zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Z. vergl. Physiol. 8 (1928).

Ruhe durch. Die jungen Hechte, die nach 120 bis 155 Tagesgraden aus dem Ei schlüpfen, hängen sich mit Hilfe von Haftpapillen an Gegenständen, vor allem Wasserpflanzen an (Abb. 3). In diesem Zustande verbringen sie die ersten 8 bis 12 Lebenstage (Wassertemperatur 10–12° C), nur von Zeit zu Zeit löst sich einer oder der andere los und schwimmt ein kurzes Stück, hängt sich jedoch bald an einer anderen Stelle wieder an. Selten liegt ein Fischchen längere Zeit auf dem Boden.

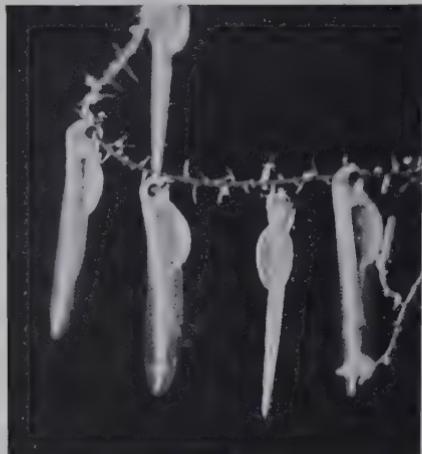


Abb. 3. Hechtlarven, mit Hilfe ihrer Klebedrüsen an Wasserpflanzen hängend.

epidermalen Verdickung von ungefähr 38 bis 65 μ , die Dicke des Epithels zwischen den Haftpapillen beträgt im kranialen Abschnitte nur 19 bis 28 μ . Die Papillen bauen sich aus großen zylinder- oder kolbenförmigen Zellen auf (Abb. 5), die besonders in ihrem distalen Teile stark mit Schleim gefüllt sind. (Bei Färbung mit Mallory zeigt der äußere Teil der Zellen intensive Blaufärbung.) Zwischen diesen zylinder- oder kolbenförmigen Zellen finden sich — bei verschiedenen Tieren gleichen Alters oft in sehr wechselnder Zahl —, bei manchen sehr zahlreich, bei anderen fast ganz fehlend, große becherförmige Zellen, die prall mit Schleim gefüllt sind (Abb. 5, Be). Außer dem Schleim ist in diesen Zellen meist noch eine größere oder kleinere Masse von Körnchen zu sehen. Diese Becherzellen übertreffen die im übrigen Körperepithel zahlreich verteilten Becherzellen bedeutend an Größe. Sie sind meist distal gelagert und an manchen Stellen ist im Schnitt ihre Ausmündung zu erkennen.

Das Papillenfeld der Haftpapillen nimmt den größten Teil des Gebietes zwischen den Augen und etwas vor und hinter den Augen ein. In seinem vorderen Abschnitt, d. i. bei den 1 bis 2 Tage alten Tieren im Bereiche der fossa olfactorea, wird es median durch eine papillenfreie Zone getrennt, während die Papillen weiter hinten in der Mitte zusammenstoßen. Die Haftpapillen selbst (Abb. 4) bestehen aus einer starken

Bezüglich ihrer Stellung im Zellverband sind 2 Deutungen möglich. Entweder sie stellen eine eigene Zellart dar, nach Art der übrigen Becherzellen, oder es handelt sich um abgestorbene und daher infolge Nachlassen des Turgors abgerundete Zylinder-

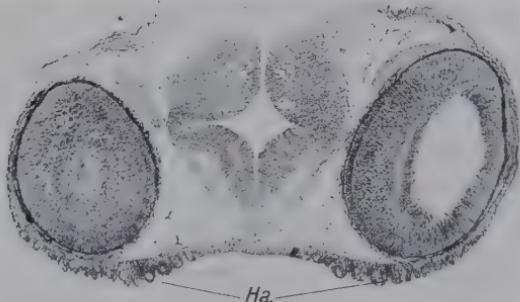


Abb. 4. Querschnitt durch den Kopf eines 2 Tage alten Hechtes. Schnittebene im vorderen Teile der Augen. Vergrößerung 65 mal, Schnittdicke 5 μ , Färbung Azokarmin B, Mallory.
Ha = Haftpapillen.

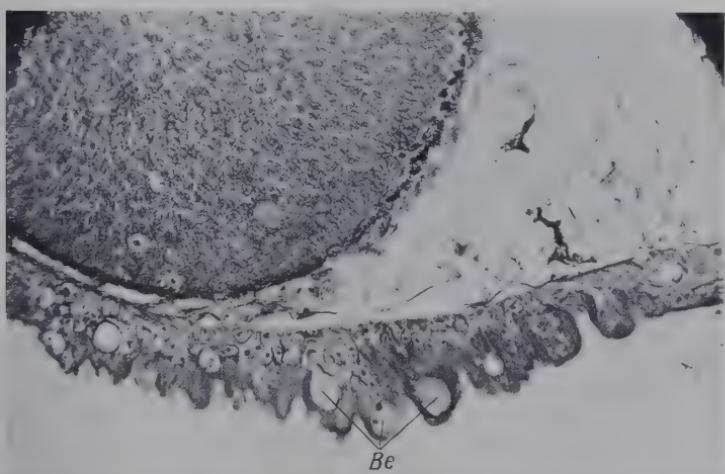


Abb. 5. Der linke Teil von Abb. 5 bei stärkerer Vergrößerung (275 mal).
Be = große becherförmige, mit Schleim gefüllte Zellen.

oder Kolbenzellen. Da ich auf meinen Schnitten keinen Übergang von der einen zur anderen Zellart feststellen konnte, ist eine Entscheidung dieser Frage noch nicht möglich. Offenbar sind beide Zellarten (Zylinder- oder Kolbenzellen und becherförmige Zellen) an der Klebefunktion dieses Papillenfeldes beteiligt. Außer diesen beiden Zellarten treten noch abgerundete,

bloß mit Körnchenmasse gefüllte Zellen in Erscheinung; es handelt sich hierbei sicher um abgestorbene Zellen.

Eigentümlich für die Hechtlarven in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen ist auch die diffuse Verteilung der Blutkörperchen über den Dottersack; er besitzt nämlich noch keine festen Blutbahnen, wie dies bei den Larven der anderen mitteleuropäischen

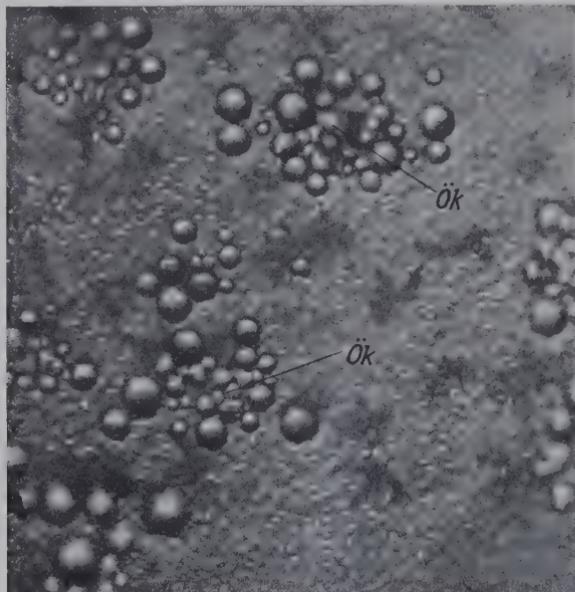


Abb. 6. Teilaussicht des Dottersackes einer jungen Hechtlarve bei starker Vergrößerung, die diffus verteilten Blutkörperchen zeigend. *Ök.* = Gruppen von Ölkugeln.

Süßwasserfische der Fall ist, vielmehr verteilen sich die Blutkörperchen, die aus der Vena subintestinalis auf den Dottersack gelangen, regellos über den größten Teil der Dotteroberfläche, wo sie frei zwischen Dottermasse und Epithel zum Herzen befördert werden. Die Abb. 6 zeigt einen Teilausschnitt bei starker Vergrößerung. Der Dottersackblutkreislauf dient ja, wie früher erwähnt, zumindest bei einer großen Zahl von Fischlarven als Atmungsorgan in den ersten Lebenstagen. Da nun beim eben geschlüpften Hecht die Kiemen noch vollkommen fehlen und auch noch keine Mund- und Kiemenöffnung vorhanden ist, erscheint eine besonders gute Ausbildung dieses Atmungsorgans von großer Bedeutung. Dabei wird durch die diffuse Verteilung der Blutkörperchen auf dem Dottersack die beste Ausnutzung der Oberfläche erreicht.

Nach einigen Tagen, wenn die Mund- und Kiemenöffnung durchgebrochen und die Kiemen entstanden sind (die Mundöffnung bricht am dritten oder vierten Tage durch), bilden sich auch eigene Blutbahnen aus; die Dottersackatmung wird nach und nach durch die Kiemenatmung ersetzt. Nach Verlust der Klebedrüsen strecken sich die anfangs ganz kurzen Kiefer immer mehr und der runde Kopf des eben geschlüpften Hechtes (Abb. 7) nimmt allmählich die gestreckte Form wie beim erwachsenen Tier an. Der junge Hecht steht dann ebenso wie der alte ruhig auf Beute



Abb. 7. Eben geschlüpfte Hechlärve. Vergrößerung 10 mal.

lauernd im Wasser und wird schon nach ein paar Tagen vom Planktonfresser zum ausgesprochenen Raubfisch.

Schon diese kurze Schilderung dürfte gezeigt haben, welch große Unterschiede in der Biologie zweier einheimischer Fischarten bestehen, die sogar sehr häufig im selben Biotop anzutreffen sind. Aber auch die Biologie der anderen einheimischen Fischarten zeigt, wie eingangs erwähnt, meist bedeutende Verschiedenheiten; ihre Darstellung soll in der nächsten Zeit erfolgen.

Die Abbildungen 2, 2a, 3, 6 sind dem unter Leitung des Verfassers von Herrn GG. SCHMID gedrehten »Bavaria«-Film über Fischentwicklung entnommen.

23. Herr Prof. Dr. H. A. STOLTE (Tübingen):

Über Regeneration und Nervensystem nach neuen Versuchen an Anneliden und Nemertinen.

(Mit 3 Abbildungen.)

Seit der bekannten Mitteilung MORGANS aus dem Jahre 1902 über die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration beim Regenwurm, die zwar nicht die erste, aber die bekannteste Publikation über dieses Thema ist, ist man dieser Frage immer wieder experimentell nachgegangen. Aus der stattlichen Reihe von

Arbeiten, allein aus dem Gebiet der wirbellosen Tiere, sind aber nur wenige Forscher zu nennen, die sich darauf besonnen haben, einmal nachzuprüfen, inwieweit durch den Eingriff selbst Wirkungen erzielt werden, die anderer Art sind, als die vom Nervensystem ausgehenden.

Die Methodik dieses Versuches bestand ja darin, nach Entfernung einiger Kopfsegmente beim Regenwurm das Bauchmark mit dem darunterliegenden Stück des Hautmuskelschlauches in einigen Segmenten zu entfernen. Die Regenerationsknospe bildete sich dann nicht an der vorderen Wundfläche, sondern in Höhe des Bauchmarkstumpfes. So verschieden auch die Wundfläche sein möchte: die Bildung eines regulären Kopfes schien immer von der Anwesenheit des Bauchmarkes abhängig zu sein.

Zu ähnlichen Ergebnissen kamen NUSBAUM (1908) bei *Nereis*, HUNT (1919), SIEGMUND (1928) sowie AVEL (1930) und BASKIN (1934) beim Regenwurm.

Dagegen nahm BRANDT (1908) an, daß die Regeneration vom Vorhandensein des Bauchgefäßes abhängig sei und v. UBISCH (1922) schloß sich ihm an, wenn er stoffliche Einflüsse vermutete. GOLDFARB (1909) leugnete überhaupt eine Wirkung des Nervensystems.

Weiter führten drei Untersuchungen aus dem Jahre 1930: BAILEY präparierte das Bauchmark des Regenwurms ein Stück weit ab und bog die freien Enden in entgegengesetzter Richtung um. Wurde der Wurm in der nervenlosen Zone durchgetrennt, so entstanden zwei Wundflächen ohne Bauchmark. Wenn zufällig ein Bauchmarkende in die ursprüngliche Lage zurückkehrte, wurde an der Wundfläche ein normales Regenerat gebildet.

HOLMES bediente sich derselben Methode bei *Nereis virens*. Auffälligerweise war der Prozentsatz abnormer Regenerate ohne Bauchmark sehr groß, er betrug 39%. Die Verfn. hat deshalb die Frage erörtert, ob noch andere Faktoren wirksam sind. Nach ihren Befunden stehen nur völlig normale Regenerate unter dem Einfluß des Bauchmarks. Damit nimmt HOLMES eine schon von MORGAN verwendete Unterscheidung von organisierten und unorganisierten Regeneraten wieder auf.

Besonders aufschlußreich ist aber eine Arbeit von JANDA. Er untersuchte bauchstranglose Segmente von *Criodrilus lacuum*. Wurde die Bauchmarkregion völlig entfernt oder das Bauchmark unter Erhaltung der ventralen Epidermis zusammen mit Nach-

barorganen (Bauch- und Subneuralgefäß) abpräpariert, oder wurden schließlich zwei dorsale Körperhälften mit einem oder zwei Därmen aufeinander transplantiert: immer unterblieb bei solchen Versuchsanordnungen die Regeneration von Kopf und Schwanz, nur unsegmentierte Regenerate traten auf. Die bauchstranglosen Fragmente bestehen aus spärlichen Zellagen: Epidermis, Muskulatur und Dissepimente degenerieren allmählich,

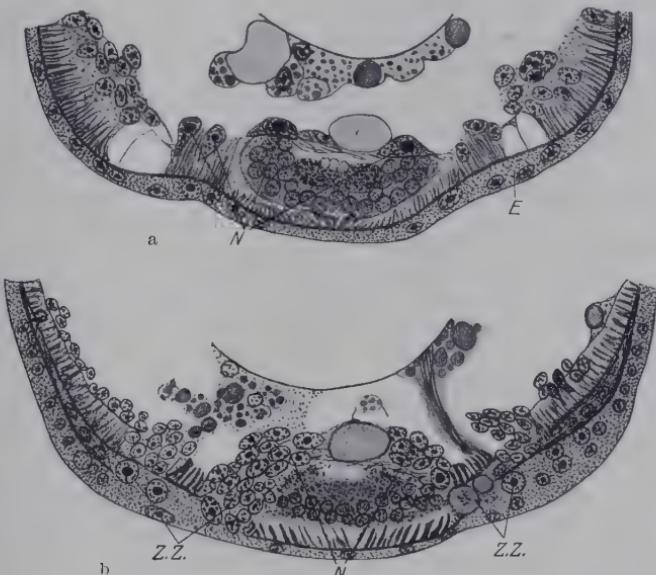


Abb. 1. *Dero limosa* Leidy. Ventrales Drittel zweier Querschnitte (a, b) durch das Teilungssegment in Frühstadium. 5μ , $360 \times$. E = Epidermis, N = Neoblasten, Z. Z. = zuwandernde Zellen (nach STOLTE, 1933).

ebenso der Darm. Wo aber das Bauchgefäß erhalten war, verlief die Regeneration besser. JANDA sucht deshalb die Kräfte, die normale Regeneration ermöglichen, in einem medioventralen Bezirk des Annelidenquerschnittes, der nicht ventral vom Bauchmark liegen kann.

Das bringt uns in Erinnerung, daß durch zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahre die Regenerationszellen (Blastocyten, Neoblasten) gerade in dieser medioventralen Zone, nämlich zwischen Bauchmark und Bauchgefäß festgestellt wurden. So konnte ich (1933) bei *Dero* nachweisen, daß die aktiven Neoblasten immer dem Bauchgefäß anliegen und überhaupt sich längs der Gefäße bewegen. Ihre Teilungsstadien wandern von hier aus in ventrolateraler Richtung in die Epidermis ein (Abb. 1 a, b). Diese für

limikole Oligochaeten erhobenen Befunde gelten auch für die Terrikolen und, wie wir wissen, auch für viele Polychaeten. Es ist also gar nicht verwunderlich, wenn nach dem Wegpräparieren des Bauchmarkes die Regeneration in diesen Segmenten ausbleibt, denn mit dieser Operation sind für die Regenerationszellen die Wanderwege unterbunden oder gestört. Aus demselben Grunde, wird nunmehr verständlich, bessert Erhaltung des Bauchgefäßes den Regenerationsvorgang.

Diese Betrachtung führt also zu dem Schluß, daß die Ausschaltungsversuche nicht das Nervensystem allein treffen, daß vielmehr durch Entfernung des Peritoneums die Ansammlung von

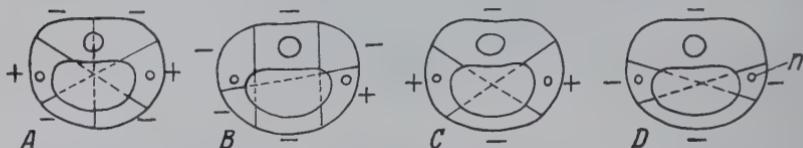


Abb. 2a. *Lineus socialis*. Vier Querschnitte in Stücke mit (+) oder ohne (-) Seitennerv aufgeteilt, von dessen Anwesenheit die Regeneration abhängig sein soll. *n* = Seitennerv (nach COE, 1930).

Regenerationsmaterial an der Wundfläche verhindert wird und damit erklärt sich auf eine einfachere Weise das Ausbleiben der Regeneration an diesen Punkten.

Nun ist in jüngster Zeit von COE (1929–34) der Versuch gemacht worden, bei Nemertinen, speziell bei der Gattung *Lineus*, deren ausgezeichnetes Regenerationsvermögen bekannt ist, die Rolle des Nervensystems bei der Regeneration zu ergründen. COE behauptet, daß auch kleinste Stücke von *Lineus socialis* regenerieren, wenn in ihnen nur ein kleines Stück eines der lateralen Nerven mit enthalten ist. Ein von ihm gegebenes Schema (Abb. 2a) widerlegt allerdings diese Behauptung, denn dort ist bei den vier wiedergegebenen Fällen in dem rechten Bilde (D) die Regeneration auch bei Anwesenheit des Nervenstrangs ausgeblieben. COE behauptet, daß hier der Gewebekomplex um den Nervenstrang herum zu klein sei. Mit mehr Recht — glaube ich — kann man vermuten, daß auch hier noch andere Organe beim Zustandekommen der Regeneration eine Rolle spielen. Das scheinen wiederum die Gefäße zu sein.

Bekanntlich erstrecken sich die Hauptgefäße der Nemertinen als zwei Längsstämme durch den ganzen Körper, parallel und median von den lateralen Nervensträngen. Das Regenerationsmaterial stammt aber zum größten Teile aus dem Parenchym.

COE bezeichnet diese Zellen als Neoblasten. Die Gefäße von *Lineus* sind mit besonders großen Parenchymzellen besetzt, die nur im Kopfabschnitt fehlen, wo merkwürdigerweise das Regenerationsvermögen dieser Form sehr gering ist. So scheint Gefäßverteilung und Regenerationsfähigkeit in Beziehung zueinander zu stehen, also es scheinen die indifferenten Zellen an das Gefäß-

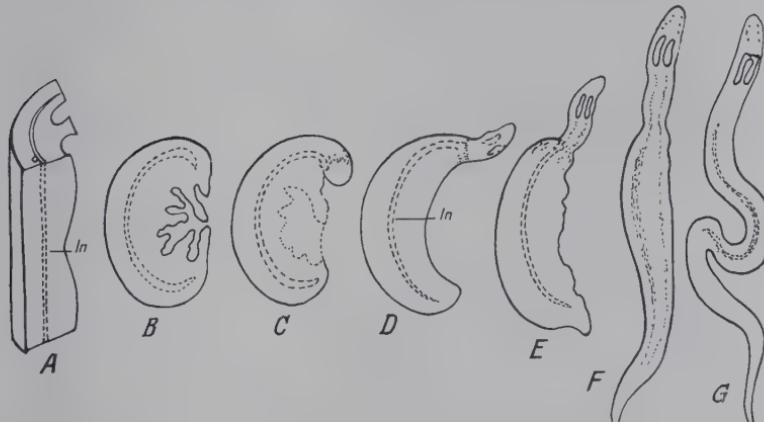
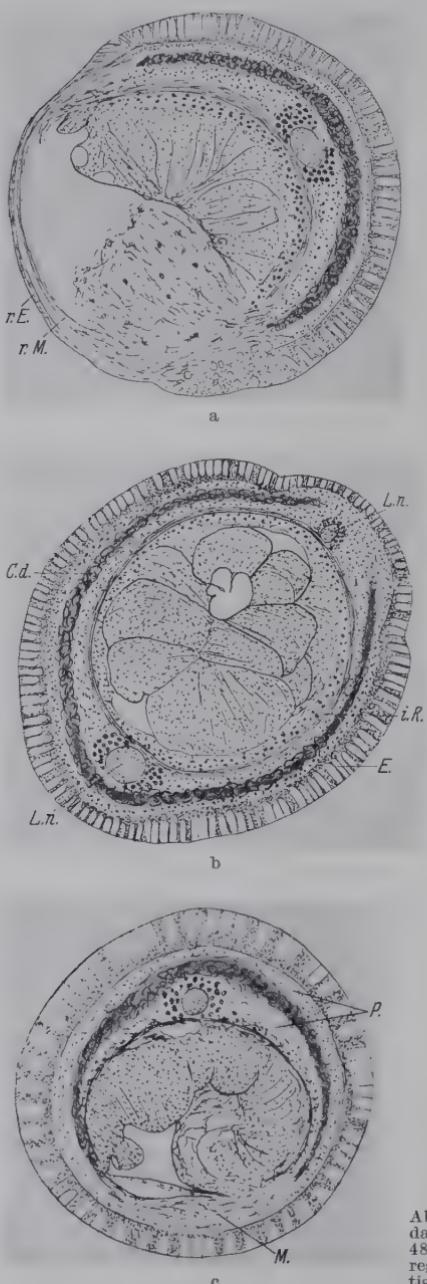


Abb. 2b. *Lineus socialis*. Regeneration eines nervenhaltigen Quadranten. *ln* = Lateralnerv (nach COE, 1930).

system gebunden zu sein, und das Nervensystem hat wohl auch hier keinerlei Bedeutung für die erste Anlage der Regenerationsknospe.

Welches ist nun aber die spezielle Aufgabe, die dem Nervensystem bei der Regeneration kleinstes Stücke von *Lineus* zufällt? Dort, wo ein solcher Nervenstrang asymmetrisch in dem Nemertinenstück gelagert ist, gibt er in den meisten Fällen wohl die Richtung an, in der das Stück zum verkleinerten Schnurwurm sich ausbildet. Dabei wird aber dieser Nervenstumpf selbst völlig umgebaut, so daß eine spezifische Wirkung unwahrscheinlich ist (Abb. 2b). Die wesentliche Wirkung dieses Nervengewebes scheint in der Erhaltung der Gewebedifferenzierung zu bestehen. Denn wir sehen, daß Regenerate ohne Nervengewebe die ersten Umbaustadien durchaus ebenso durchmachen, aber schließlich zerfällt das Parenchym, während die epithelialen Gewebe widerstandsfähiger sind.

Eine solche Vorstellung über die Nervenwirkung ist aber nicht unwahrscheinlich, wenn wir bedenken, daß das Nervensystem der Nemertinen ein sog. Markstrangsystem ist, in dem die Nervenzellen gleichmäßig verteilt sind.



E = Epidermis, *L. n.* = Lateralnerv, *i. R.* = innere Ringmuskellage, *M.* = Mesenchym, *P.* = Parenchym, *r. E.* = regenerierende Epidermis, *r. M.* = regenerierendes Mesenchym.

Zu derartigen Vorstellungen zwingen auch Beobachtungen an lateralen Regeneraten von *Lineus nigricans*, die ich im letzten Jahre machen konnte mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft. Das Vorderende wurde zur Hälfte durch einen Längsschnitt abgetrennt. Das Regenerat enthielt in dieser Region also nur einen Lateralnerven, dessen Wirkung auf die andere Seite des Organismus offenbar minimal war, und sie blieb so auf einer niederen Organisationsstufe. Dort aber, wo der zweite Lateralnerv wirksam war, waren alle Körperschichten zu erkennen. In einer Zwischenzone war es zwar zur Differenzierung der epithelialen Gewebe, wie Epidermis und Darmepithel, gekommen, aber das Parenchym als das relativ undifferenzierte Gewebe, war unausgebildet geblieben. Durch die Abwesenheit von Nervengewebe war das Mesenchym offenbar nicht zum Parenchym umgewandelt worden.

Abb. 3. *Lineus nigricans*. Querschnitt durch das laterale Regenerat des Kopfabschnittes, 48 Stunden nach Operation. a) in der regenerierenden Zone, b) in dem nerventhaligen Anschlußteil, c) in der Übergangszone. 5 μ ca. 170 mal. C. d. = Cutisdrüsenschicht,

Wir müssen uns nunmehr fragen, ob wir die Vorstellung einer differenzierenden Wirkung des Nervensystems auch auf das Nervensystem der Anneliden übertragen können.

Gegenüber den Nemertinen besitzen die Anneliden ein stärker zentralisiertes System, aber keineswegs sind die Nervenzellen auf die Ganglien beschränkt. Neuere nervenhistologische Untersuchungen haben gezeigt, daß z. B. beim Regenwurm Längs- und Ringmuskeln, die Coelomwände, Nephridien und die Darmwand mit Nervenzellen besetzt sind.

Unter diesen Umständen ist aber auch bei den Anneliden eine Annahme einer derartigen Nervenwirkung möglich, die durch Aufrechterhaltung der Differenzierungshöhe der Gewebe den freien Zellen die Wanderung zur Wundfläche sichert.

Aus diesen Sachverhalten müssen wir nunmehr folgende Vorstellungen vom Regegerationsgeschehen ableiten:

Der Regenerationsvorgang ist in eine Reihe von Etappen zu zerlegen, die unter dem Einfluß verschiedener bewirkender Faktoren stehen:

1. Durch die Wundsetzung erfolgt eine Mobilisierung des Regenerationsmaterials, das in enger Korrelation mit dem Gefäßsystem (bzw. dem humoralen System) steht. In dieser Phase gehen Wirkungen vom Nervensystem auf die Gewebe (insbesondere die mesodermalen Gewebe) aus, die die Gewebe in ihren gegenseitigen Beziehungen erhalten und so die Zuwanderung des Aufbaumaterials ermöglichen.

2. In der Phase der Morphogenese des Regenerates spielt das Nervensystem seine unentbehrliche Rolle in der korrelativen Zusammenarbeit mit den einzelnen Organen, die zur speziellen Differenzierung des Regenerates führt.

Vergleichen wir diese Folge von Vorgängen mit dem ähnlichen Erscheinungskomplex der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, so finden wir einen entsprechenden Verlauf: Auch hier kommt es in einer ersten morphogenetischen Phase zur Verteilung des Materials, wie ich kürzlich für *Dero* nachgewiesen habe. Sie besteht in der Wanderung der Blastocyten in die Epidermis und das Darmepithel. Die zweite Phase beginnt mit dem Auftreten von Mitosen in den embryonalisierten Geweben und der Differenzierung der neuen Organe. Hier spielen Teile des neuangelegten Nervensystems eine große organisatorische Rolle.

Schließlich sei darauf aufmerksam gemacht, daß auch in der Ontogenese entsprechende Etappen zu erkennen sind: Sehen

wir von der Aufteilung des Materials in der Furchung ab, die in regenerativen Vorgängen ja keine Parallele hat, so entspricht die Keimblätterbildung der ersten morphogenetischen Phase der Regeneration: Am Ende dieser Etappe liegen embryonalisierte Körperschichten vor, und nun beginnt die Histogenese, äußerlich kenntlich in der Formung des Keimes.

Erwähnt sei schließlich noch eine dritte Etappe des Regenerationsvorganges: die der Abrundung des Organismus zum Ganzen. Ob auch hier dem Nervensystem eine Aufgabe allein oder zusammen mit anderen Organen zufällt, soll an dieser Stelle nicht erörtert werden.

Jedenfalls erkennen wir, daß das Regenerationsgeschehen nicht durch einen Faktor bestimmt wird, wie MORGAN durch seinen Versuch bewiesen zu haben glaubte, sondern daß durch eine ganze Reihe wechselweise wirkender Faktoren die regenerative Entwicklung in eine ganz bestimmte Richtung gewiesen wird, in der normalerweise das Regenerat zum vollständigen Ersatz des Verlorenen wird.

Diskussion: Prof. MANGOLD, Prof. HARTMANN, Prof. KÜHN, Prof. EGGERS.

Literatur:

AVEL, M., Sur le rôle du système nerveux dans la régénération de la tête chez des Lombriciens. CR. Ac. Sci. Paris **191** (1930). — BAILEY, The influence of the nervous system in regeneration of *Eisenia foetida*. J. exp. Zool. **57** (1930). — BASKIN, B., Über den Einfluß des Nervensystems auf den Regenerationsvorgang beim Regenwurm. Zool. Anz. **103** (1934). — BRANDT, T., Beiträge der Organogenese bei kaudaler Regeneration von Lumbriciden. Diss. Marburg 1908. — COE, W. R., Regeneration in Nemerteans I. J. exp. Zool. **54** (1929). — COE, W. R., Regeneration in Nemerteans II. J. exp. Zool. **57** (1930). — COE, W. R., Regeneration in Nemerteans III. J. exp. Zool. **61** (1932). — COE, W. R., Regeneration in Nemerteans IV. J. exp. Zool. **67** (1934). — COE, W. R., Analysis of the Regenerative Processes in Nemerteans. Biol. Bull. Woods Hole **66** (1934). — GOLDFARB, A. J., The influence of the nervous system in regeneration. J. exp. Zool. **7** (1909). — HOLMES, G. E., The influence of the nervous system on regeneration in *Nereis virens*. J. exp. Zool. **60** (1931). — HUNT, H. R., Regenerative phenomena following the removal of the digestive tube and the nerve cord of earthworms. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard **62** (1919). — JANDA, V., Über die Lebensdauer und reparativen Potenzen bauchstrangloser Fragmente und künstlich vereinigter dorsaler Körperhälften von *Criodrilus lacuum* Hoffm. Arch. Entw. Mech. **122** (1930). — MORGAN, T. H., Experimental studies of the internal factors of regeneration in the Earthworm. Arch. Entw. Mech. **14** (1902). — NUSBAUM, J., Die Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem bei *Nereis*. Arch. Entw. Mech. **25** (1908). — SIEGMUND, O., Die Bedeutung des Nervensystems bei der Regeneration, untersucht an *Eisenia*. Biologia generalis **4** (1928). — STOLTE, H. A., Die Herkunft des Regenerationsmaterials in der Teilungszone von *Dero limosa* Leidy und das Problem der Aktivierung dieser Zellen (Blastocytenstudien I). Z. wiss. Zool. **143** (1933). — v. UBISCH, L., Über die Aktivierung regenerativer Potenzen. Arch. Entw. Mech. **51** (1922).

24. Herr BERNHARD MAYER (Freiburg i. Br., Zoologisches Institut):

Regulation nach Verpflanzung halber Organisatoren.

Zur Prüfung des Regulations- und Induktionsvermögens des Organisationszentrums der *Triton*-Gastrula wurden seitliche, an die Medianebene angrenzende Stücke der oberen Urmundlippe verschiedener alter Gastrulae heteroplastisch in die ventrale Randzone junger Gastrulae verpflanzt.

Es entstand in fast allen Fällen ein sekundäres, bilateral symmetrisches Chordamesoderm. Junge Implantate gliederten sich in sich neu: die Chorda ist vom inneren Schnittrand der Implantate entfernt, teilweise aus praesumptivem Urwirbelmaterial entstanden, während das mediane praesumptive Chordamaterial noch Anteile typischer Urwirbel gebildet hat. Das beiderseits zum Ganzen Fehlende ist aus dem Wirt angegliedert worden. Bei den älteren Implantaten dagegen erfolgte die Bildung des querschnittrichtigen Chordamesoderms nicht mehr durch Regulation der Implantate in sich, sondern nur durch Angliederung von Wirtsgewebe.

Die durch solche Implantate induzierten Medullarplatten bzw. Medullarrohre zeigten sich nicht abhängig von der Gestaltung des sekundären Chordamesoderms im ganzen, sondern allein von der Größe und Gliederung des Implantates in diesem. So sind über den Implantaten aus der jungen Gastrula, die noch in sich reguliert haben, bilateral symmetrische Medullaranlagen entstanden, während solche aus der älteren Gastrula mit zunehmendem Alter mehr und mehr asymmetrische bis nahezu halbe Medullarplatten induzierten.

Hieraus ergeben sich nachstehende Folgerungen:

1. Die Regulation der jungen Implantate zeigt in Übereinstimmung mit anderen Autoren (WEBER 1928, WANG 1933), daß die einzelnen Bezirke der oberen Urmundlippe nicht oder noch nicht endgültig determiniert sind; die herkunftsgemäße Entwicklung solcher Organisatortransplantate erfolgt also wohl nicht auf Grund einer festeren Determination ihrer Teilanlagen (z. B. der Chordaanlage), sondern auf Grund ihrer bisher noch völlig unerkannten »Organisationspotenzen« (WEISS).

2. Die Neu- und Angliederung der Implantate hat sicher schon zu Beginn der Gastrulation eingesetzt und sich in deren Verlauf völlig gefestigt. Dies und die Tatsache der verschiedenen rela-

tiven Lage des Implantats im sekundären Chordamesoderm zwingt zu der Annahme, daß das Implantat am fremden Ort ein neues Organisationszentrum geschaffen hat, von dem aus die Gastrulation und Differenzierung der Organe in ordentlicher Weise vor sich ging.

3. Die Tatsache, daß halbe Medullarplatten entstanden sind, zeigt die weitgehende Abhängigkeit der Medullaranlage von der Struktur der Unterlagerung; die induzierte Medullarplatte ist also kein harmonisch-äquipotentielles System derart, daß sich der Einfluß der Unterlagerung in der bloßen Anregung des Ektoderms zur medullaren Differenzierung erschöpft; die »Mediane Ebene« der Medullaranlage ist in allen Fällen durch die Lage der Chorda bestimmt worden (vgl. LEHMANN 1926–28; BAUTZMANN 1932).

Die ausführliche Darstellung der Experimente wird demnächst in Roux' Archiv für Entw.-Mechan. erscheinen.

Diskussion: Dr. LEHMANN, Prof. VOGT, Prof. SPEMANN.

25. Herr Dr. HERMANN KAHMANN (Zoologisches Institut, Berlin):

Physiologische Untersuchungen am Forellensperma (mit Film).

Das Forellensperma ist wiederholt Gegenstand physiologischer Untersuchungen gewesen. Aus verschiedenen Gründen ist das Sperma dieser Fischart zu solchen Studien besonders geeignet.

Die Hauptaufmerksamkeit bei neueren Studien richtete sich zunächst auf die physikalisch-chemischen Bedingungen, unter denen die Spermabewegung zur Auslösung kommt. Im Tierreich ganz allgemein findet man die Erscheinung verbreitet, daß die Spermatozoen während ihres Aufenthaltes im Hoden völlig unbewegt sind. Erst beim Austritt in die Umwelt, in der die Befruchtung sich abspielt (Wasser), oder bei Vermischung mit den Sekreten akzessorischer Drüsen des männlichen oder weiblichen Genitaltraktes, kommt es zur Auslösung der Bewegung.

Es scheint also die physikalisch-chemische Änderung der Umwelt den Anstoß für den Beginn des Bewegungsablaufes zu geben.

Bei der Forelle erfolgt die Bewegungsauslösung bei der Vermischung des Ejakulates mit Wasser. SCHLENK (1933) konnte

diese Erscheinung auf die Veränderung der Acidität des Sperma-substrates durch den Wasserzutritt zurückführen.

Gemeinsam mit Dr. W. SCHLENK wurde der Bewegungsablauf der Forellenspermatozoen einer genauen Analyse unterzogen. Vor allem handelte es sich darum, Weglänge und Geschwindigkeit der Spermien messend zu erfassen. Zu diesem Zwecke wurde der ganze Bewegungsablauf kinematographisch registriert und die auf diese Weise erhaltenen Filme ausgewertet.

Das Studium der Filme gestattete nicht nur die genaue Darstellung der horizontalen Bahnen der Spermatozoen, sondern es wurde auch möglich, ihre vertikalen Ortsveränderungen, also die dritte Dimension, zu erfassen. Gestaltete man nämlich die Dunkelfeldbeleuchtung inexakt, so lieferten die Spermatozoen optische Beugungsbilder, deren Form und Größe einen guten Maßstab für ihre jeweilige Tiefenlage gaben. Es war so möglich, die Tiefenwanderungen der Spermatozoen auf etwa $5\text{ }\mu$ genau zu erfassen.

Aus den auf diese Weise erhaltenen Gesamtwegen der Spermien ließ sich die Geschwindigkeit für jeden Zeitpunkt des Bewegungsablaufs errechnen. Die Geschwindigkeit als Funktion der Zeit konnte dann leicht kurvenmäßig zur Anschauung gebracht werden.

Diese messenden Untersuchungen über Weg und Geschwindigkeit der Forellenspermatozoen wurden bei verschiedener Temperatur vorgenommen, wobei sich zeigen ließ, daß diese einen starken Einfluß auf den Geschwindigkeitsabfall der Bewegung besitzt.

Befruchtungsversuche, die systematisch mit Spermatozoen angestellt wurden, welche bereits einen bekannten Zeitabschnitt ihrer Bewegung durchlaufen hatten, ergaben Kurven, bei angenähert den gleichen Temperaturen, die eine überraschende Ähnlichkeit mit den graphischen Darstellungen des Geschwindigkeitsabfalls aufwiesen. Die Befruchtungsfähigkeit als Funktion des zeitlichen Ablaufes der Bewegung liefert also ein ungemein gutes Abbild der Spermatozoengeschwindigkeit.

Die Befruchtungsausbeute (Zahl der befruchteten Eier) ist eng verknüpft mit der Geschwindigkeit, die den Spermatozoen in den verschiedenen Zeitpunkten ihres Bewegungsablaufes eigen ist.

Diskussion: Prof. FISCHER, Frau HEINROTH.

26. Herr Prof. H. GIERSBERG (Breslau):

Gehirntransplantationen bei Amphibien.

(Mit 9 Abbildungen.)

Bei den Versuchen, die in den Jahren 1925–30 angestellt worden sind, die ich aber bisher nicht veröffentlicht habe, da sie mir ergänzungsbedürftig schienen, haben mich drei Fragen besonders beschäftigt. Es sind dies: 1. Die Regulationsfähigkeit, die Plastizität im Zentralnervensystem, besonders die Tatsache der Reindividuation. 2. Die Rolle der Peripherie im Verhältnis zur Tätigkeit der Zentren, also die Frage des Zusammenarbeitens von Sinnesorganen und Gehirn. Diese beiden Fragen sind eng miteinander verknüpft und müssen zusammenhängend betrachtet werden. Und schließlich die dritte Frage, ob es möglich ist, durch Austausch von Hirnteilen zwischen artfremden Partnern das Auftreten artfremder Instinkte zu erzielen. Eine Frage, die besonders für das Lokalisationsproblem, also des Verknüpfteins geistiger Funktionen an bestimmte Hirnteile von Wichtigkeit ist, die aber auch in einem gewissen Zusammenhang mit den beiden andern Problemen steht.

1. Regulationsfähigkeit des Zentralnervensystems.

BORN hat in den Jahren 1895–97 in Breslau eine Reihe von Verwachsungs- und Austauschversuchen an Froschembryonen — im Schwanzknospenstadium — durchgeführt, wobei er z. B. Vorder- und Hinterende zweier Individuen miteinander vereinigte. Solche Tiere ließen sich zum Teil bis zur Metamorphose aufziehen, aber auch abnorme Kombinationen und Doppelbildungen waren wenigstens eine Zeitlang lebensfähig. BORN hat in allen seinen Versuchen eine unabhängige Entwicklung der Teilstücke voneinander festgestellt. Irgendwie wesentliche Regulationen traten nicht auf, die Partner zeigten sich selbstständig und entwickelten sich nach dem Modus der Selbstdifferenzierung. Das ist an sich nach unseren jetzigen Kenntnissen zu erwarten. Seit SPEMANNS Versuchen (inverse Einheilung von Medullarplatten-teilen) und den Erfahrungen seiner Schüler wissen wir, daß nach Schluß der Medullarrinne im Schwanzknospenstadium, d. h. dem Zeitpunkt, an dem BORN operierte, das Nervensystem der Amphibien völlig determiniert ist. Wesentliche morphologische Regulationen sind daher an sich unwahrscheinlich. Es fragt sich nur dabei eins: Ist trotz morphologischer Determiniertheit, also Unabhängigkeit der Teilstücke voneinander durch funktionelle

Beanspruchung eine Umstimmung im Sinne einer nachträglich entstehenden Abhängigkeit nicht doch möglich?

Bei den experimentell leicht herstellbaren und auch in der Natur ziemlich häufig vorkommenden Abnormalitäten der Tiere mit zwei Köpfen (nebeneinander) haben wir im allgemeinen kaum nachträglich entstehende Abhängigkeitsbeziehungen zu erwarten. Wir haben dann zwei Individuen, die hinten miteinander ver-

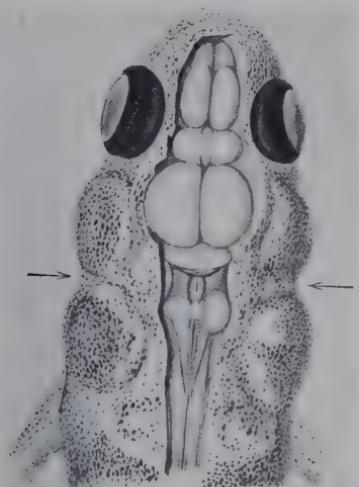


Abb. 1. Frosch Nr. C. Ohren doppelt.
Reste des zweiten Mittelhirns noch
sichtbar.



Abb. 2. Frosch Nr. D.

bunden sind, wobei nur der eine Partner durch bessere Nahrungs-zufuhr usw. das Übergewicht erlangen kann (aber auch da treten gelegentlich z. B. bei Planarien Reindividualisationsprozesse auf). Werden aber z. B. zwei Tiere bzw. zwei Köpfe hintereinander geschaltet, so ist es denkbar, daß durch die physiologische Beanspruchung, durch die Bildung auf- und absteigender Fasern nachträglich doch wieder eine funktionelle Beziehung der beiden Individuen zueinander im Sinne der Bildung eines übergeordneten Ganzheitssystems zustande käme. Der Plan ist also: Trotz morphologischer Determiniertheit, also unabhängiger Entwicklung durch funktionelle Beeinflussung abhängige Differenzierungen, Ganzheitsbildungen hervorzurufen.

Es gelang bisher, 4 Frösche mit hintereinander geschaltetem Gehirn über die Metamorphose zu bringen (Abb. 1-4). Davon war bei drei Tieren eine deutliche Rückbildung des hinteren Gehirn-

partners festzustellen, während bei einem auch nach der Metamorphose die beiden Gehirne äußerlich unversehrt erhalten waren. In den ersten drei Fällen (Abb. 1) ist eine Reduktion des Mittel- und Kleinhirns des zweiten Partners, also des ursprünglichen Ge-

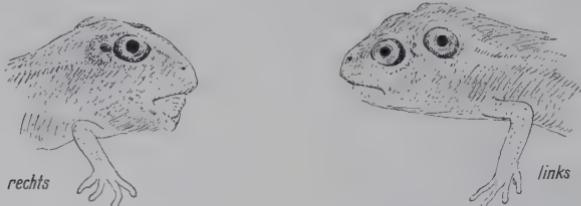


Abb. 3. Frosch Nr. D.

hirns dieser Tiere unverkennbar, dies geht zum Teil soweit, daß eine durchaus einheitlich aussehende Bildung, die wie eine über-normal lange Medulla erscheint, die Folge ist, während in anderen

Fällen noch deutlich Reste der in Rückbildung begriffenen Hirnpartien zu sehen sind (Abb. 1). Bei Tier Nr. D (Abb. 2) dagegen hat der Rückbildungsprozeß nicht eingesetzt, so daß beide Partner erhalten blieben. Dies war aber auch der einzige Fall, in dem neben dem Mittelhirn zugleich auch die Augen und eine Nase des ursprünglichen Tiers erhalten waren. Darnach scheint es so, als ob bei Erhaltung der peripheren Sinnesorgane, also Erhaltung der Funktion, die entsprechenden Hirnzentren erhalten bleiben, daß aber beim Fehlen physiologischer Beanspruchung (Fehlen der Sinnesorgane) unter dem Einfluß des vorgesetzten Partners eine



Abb. 4. Frosch Nr. A (bei der Met. ertrunken.)

vollständige Umbildung der physiologisch zum Teil ausgeschalteten, zum Teil anders beanspruchten Hirnteile einsetzt. Wie weit bei Frosch Nr. D, also dem Tier mit drei Nasen, vier Augen und zwei hintereinander liegenden Gehirnen eine Umstimmung des zweiten Partners im Sinne der Vermittlung der Impulse des ersten Partners auf den hinter dem zweiten Gehirn liegenden Tierkörper erfolgt ist, hätte nur die gesonderte Funk-

tionsprüfung der einzelnen Augen und Nasen ergeben können. Bei den anderen drei Tieren sind dagegen solche physiologischen Umstimmungen sicher, denn da diese Tiere ja nur die Sinnesorgane (Augen und Nasen) des vorgeschalteten Partners besaßen, ihre chemischen und optischen Reizbeantwortungen aber normal waren, müssen die Impulse des vorgeschalteten Gehirnes ihren Weg durch das zweite Gehirn in den Tierkörper ordnungsgemäß gefunden haben. Der vordere angepflanzte Partner ist also mit dem Körper des zweiten Partners zu einer physiologischen Einheit, zu einem Individuum verschmolzen.

(Bei einem Versuch, ein zweites Gehirn an Stelle des Rückenmarks auf den Rücken der Versuchsfrösche zu implantieren, war meist die Verbindung zwischen Gehirn und Erfolgsorgan unterbunden, die Tiere vermochten nicht auf Grund von Geruchsreizen nach dem Futter zu schwimmen usw. Hier hat daher das implantierte Gehirn die leitende Funktion des Rückenmarks nicht übernommen. Diese Tiere gingen alle vor der Metamorphose ein.) Wenn also der Satz: es scheint so, als ob bei vorhandenen Sinnesorganen (Augen) die zugehörigen Zentren (Mittelhirndach) erhalten bleiben, bei nicht vorhandenen eine Reduktion und Umstimmung des zweiten Partners eingetreten ist, in seiner Einschränkung eigentlich nur für seine erste Hälfte gilt, da mir die Umbildung und Umstimmung des zweiten Partners in den vorhandenen drei Fällen (Tiere A, B u. C 1929) sicher zu sein scheint, so möchte ich zu der ersten Behauptung noch etwas erwähnen. Es ist mir bei Durchsicht der Präparate aufgefallen, daß die akustischen Nerven bei den Tieren mit zwei hintereinander geschalteten Ohren viel geringer ausgebildet waren als bei normalen Tieren. Wenn das so zu deuten wäre, daß sich der Organismus hier gegen ein Übermaß dargebotener akustischer Reize durch Reduktion der jedem Ohr normalerweise zukommenden Sinnesindrücke eingestellt hätte, so wäre das ein außerordentlich wichtiger Fall einer ganzheitbezogenen Regulation. Darnach könnte also jedes Sinnesorgan nur gemäß der Konkurrenz der schon vorhandenen gleichartigen Sinnesorgane in seiner Leistungsfähigkeit entwickelt werden, so daß eine für den Organismus feststehende Leistungsschwelle nicht überschritten werden könnte.

2. Wir kommen damit zur Frage des Zusammenarbeitens von Sinnesorganen und Gehirn, zur Frage des Wechselverhältnisses der Peripherie zu den Zentren im Zentralnervensystem.

Ich habe im Jahre 1926 hierzu einige Experimente angestellt, indem ich versuchte, Mittelhirndach durch determiniertes Rückenmark zu ersetzen. Es war dabei die Frage, ob es den einwachsenden Opticusfasern gelänge, aus an sich strukturell determinierten sensiblen Rückenmarkszellen, die aber noch keinerlei funktionelle Beanspruchung erlitten hatten, sich selbst ihr optisches Zentrum zu schaffen. Es wurde daher versucht, bei Froschembryonen im

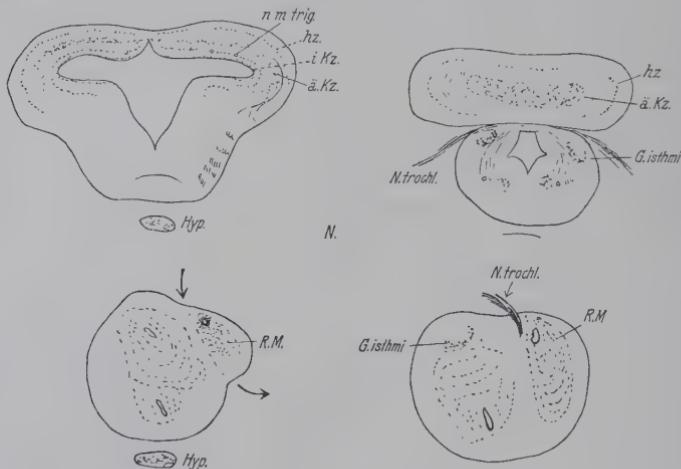


Abb. 5. Entsprechende Schnitte durch normalen Frosch oben und Präparat: Tier Nr. 4. Mittelhirngegend.

Schwanzknospenstadium (kurz vor der Bewegung) das tectum opticum restlos zu entfernen und an dessen Stelle Rückenmarksstücke einzusetzen. Nach der Metamorphose wurden Funktionsprüfungen der Augen angestellt und die sehenden Tiere so gut wie möglich histologisch darauf untersucht, ob noch Reste des ursprünglichen tectum opticum erhalten waren. Von 8 operierten metamorphosierten Tieren erscheinen mir zwei wichtig, die gut gesehen haben, trotzdem offenbar keinerlei Reste des ursprünglichen Mittelhirndachs mehr vorhanden waren (Abb. 5). Es sind dies die Präparate 4 und 7; Hirn durch Rückenmark ersetzt. Herr Dr. SCHARRER, der jetzt am neurologischen Institut in Frankfurt tätig ist, war so freundlich, die Präparate durchzusehen, und kam ebenfalls zu dem Ergebnis, daß kein tectum opticum mehr vorhanden war, während die implantierten Rückenmarksstücke, da sie strukturell determiniert waren, als solche — wenigstens bei dem einen Präparat — deutlich zu erkennen waren. Es scheint also durchaus so, als ob in diesen beiden Fällen das

ursprüngliche tectum opticum völlig entfernt und durch implantiertes Rückenmark ersetzt war. Trotzdem sahen diese Tiere gut. Es muß also wohl angenommen werden, daß in diesen Fällen sensible Rückenmarkszellen zu optischen Zentren, offenbar unter dem Einfluß der einwachsenden Opticusfasern geworden sind. Freilich lassen sich dagegen zwei Einwände erheben. Der erste wäre, daß hier für das entfernte tectum opticum niedere Sehzentren eingetreten seien. Vorhanden ist in beiden Fällen noch das corpus geniculatum laterale, das bei Amphibien als für das Sehen bedeutungslos angesehen wird und nur sehr wenig Opticusfasern erhält; dann müßte man also die Annahme machen, daß durch die Wegnahme des Mittelhirndachs eine Entwicklung des corpus geniculatum laterale zur Sehfunktion angeregt worden sei, auch das wäre aber schon eine weitgehende Regulation durch die Opticusfasern. Doch glaube ich es nicht, da Kontrolltiere, denen allerdings auf einem späteren Stadium das tectum opticum entfernt wurde, ohne daß Rückenmark dafür implantiert wurde, nicht sahen.

Ein zweiter Einwand wäre der, daß noch Zellen des ursprünglichen Mittelhirndachs übrig geblieben seien. Dies läßt sich schwer widerlegen. Zwar kann man wohl mit Sicherheit sagen, daß keinerlei Strukturen normalen Mittelhirndachs mehr vorhanden sind und dafür strukturell erkennbares Rückenmarksmaterial vorliegt; ob aber nicht doch irgendwelche sensible Mittelhirnzellen übrig geblieben sind, läßt sich histologisch nicht feststellen. Diese nicht absolute Gewißheit hat mich seinerzeit (1926) auf die Veröffentlichung verzichten lassen, da die Tragweite der Experimente an sich damals recht weit ging. War nämlich das Ergebnis richtig, schufen sich die einwandernden Opticusfasern aus sensiblen, determinierten Rückenmarkszellen ihre optischen Zentren, so war damit ein Ergebnis gewonnen, das sich mit der damals noch unbeschränkt herrschenden Zentrentheorie nicht vereinbaren ließ und die Bedeutung der peripheren Sinnesorgane gegenüber dem Zentralnervensystem stark hervorhob.

Inzwischen hat BETHE seine Lehre von der Plastizität des Zentralnervensystems, von der gegenseitigen Beeinflussung von Zentrum und Peripherie begründet und vor allem die Bedeutung der peripheren Sinnesorgane ausdrücklich hervorgehoben. BETHE sagt unter anderem: »Nicht das Zentralorgan bestimmt, was an der Peripherie geschehen soll, sondern die Peripherie bestimmt, wie das Zentralorgan sich einzustellen hat . . . und . . . die Peri-

pherie bildet sich im Zentralorgan ihre Zentren.« BETHES Beweise hierzu beruhen auf der Möglichkeit der Vertauschung effektorischer Nerven, wie *Facialis*, *Accessorius* u. a., wobei der Effektor, der peripherie Muskel, trotz veränderten Zentrums, seine Funktion beibehält. Die Annahme der Bildung optischer Zentren durch den Einfluß der Opticusfasern aus transplantiertem, determiniertem Rückenmark würde also heute nicht mehr so revolutionär sein und einen Beitrag zur BETHESchen Lehre der Plastizität des Nervensystems und vor allem der hervorragenden Bedeutung der Peripherie gegenüber dem Zentralnervensystem darstellen. Trotzdem erscheinen die Versuche auch heute noch prinzipiell wichtig. Ich möchte versuchen, sie durch Erweiterung im kommenden Jahr nach Möglichkeit sicherer zu beweisen.

3. Austausch von Hirnteilen zwischen artfremden Partnern.

Zu der dritten Frage, der Möglichkeit artfremde Instinkte zu verpflanzen, ist nur wenig zu sagen. Wenn ich auch nicht glaube, daß die Zentren absolut starr sind, sondern das Gehirn in weitgehendem Maße unter dem Einfluß der Peripherie plastisch und regulierbar ist, so sind die Zentren doch sicher für den normalen Verlauf der Entwicklung gegeben. Es gibt sicher eine Lokalisation bestimmter geistiger Funktionen in bestimmten Gehirnteilen. Gelingt es nun, solche Hirnteile in andere Tiere an richtiger Stelle einzusetzen, so liegt die Annahme nahe, daß sie auch dort ihre normale Funktion ausüben. Damit wäre aber die Möglichkeit des Auftretens artfremder Instinkte gegeben, eine Möglichkeit, die vor allem für das Lokalisationsproblem von Wichtigkeit wäre.

BORN hat nun schon (95–97) Austauschversuche zwischen verschiedenen Arten, z. B. *Rana esculenta* und *Bombinator*, durchgeführt und die Tiere immerhin bis drei Wochen am Leben erhalten. (Bekannt sind ja auch die Versuche SPEMANNS u. a. an Urodeln.) Eine gewisse Wahrscheinlichkeit, trotz vorhandener biochemischer Differenzen Hirnteile verschiedener Arten mit Erfolg austauschen zu können, lag also schon vor. Ich habe nun 1927 und später Hirnaustauschversuche zwischen Kröten: *Bufo calamita*, *vulgaris*, *Pelobates*, Fröschen: *Rana esculenta*, *fusca*, *arvalis*, *Hyla* in allen möglichen Kombinationen versucht, wobei die Tiere vielfach bis zur Metamorphose gehalten werden konnten, aber dann eingingen. (Bei Kombinationen zwischen Frosch und Kröte ging das Absterben immer vom Froschgewebe aus.) Dabei mußten für unsere Frage Kombinationen ausgesucht werden,

deren Partner sich in ihrem Instinktleben deutlich voneinander unterscheiden ließen. Der leicht durchzuführende Austausch zwischen *Rana arvalis* und *fusca* war daher nicht zu gebrauchen.



Abb. 6. Frosch Nr. 6. 1927.



Abb. 7. Frosch Nr. 8.

Wichtig war aber der in zwei Fällen geglückte Versuch, *Rana arvalis*-Gehirn durch *Pelobates*-Hirn zu ersetzen (Abb. 6–9). Nr. 6 war ein Moorfrosch mit Knoblauchsgröten-Mittel- bis -Nachhhirn,

Nr. 8 *Rana-arvalis*-mit *Pelobates*-Vorderhirn. Die Tiere konnten von 1927 bis Frühjahr 28 gehalten werden und starben an den Folgen der Überwinterung, die bei kleinen Fröschen nicht leicht durchzuführen ist. Nr. 8 sieht infolge des mittransplantierten breiten Krötvorderkopfes viel mehr nach Kröte aus, auch ist die *Pelobates*-haut vorn besser erhalten, während Nr. 6



Abb. 8. Frosch Nr. 6 im selbstgegrabenen Loch.

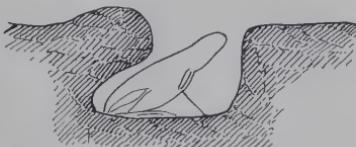


Abb. 9. Situationsskizze.
Tier im gegrabenen Loch. Feuchter Sand.

zwar durchaus froschartig aussieht, in seinem Benehmen aber viel interessanter ist. Das Tier macht nämlich vom 1. 7. 27 bis 1. 9. 27 ständig leichte Grabversuche, springt wenig, kriecht dagegen meist krötenartig herum und gräbt sich am 15. 9. (im warmen Zimmer)

eine tiefe Höhlung, wie sie in dieser Form *Rana arvalis* wohl nicht zu graben imstande ist. Das Tier übernimmt also mit seinem *Pelobates*-Hirn einmal die krötenartige Bewegungsweise und zweitens einen stark gesteigerten Grabinstinkt, der erheblich über das hinausgehen dürfte, was beim Moorfrosch vorkommt (Abb. 8-9).

Damit wäre an sich ein Fall der Übernahme artfremder Instinkte durch Transplantation artfremder Hirnteile gegeben. Freilich ist die Grabtätigkeit dieser *Rana arvalis* mit *Pelobates*-Mittel-, Hinter- und -Nachhhirn nicht so groß, wie bei normalen Knoblauchkröten, die ja tagsüber fast stets unter der Erde sind. Wir müssen auch hier wieder den modifizierenden Einfluß der Peripherie, des fremden Organismus, kurz des ganzen Tierkörpers auf die Zentren feststellen. Wir werden, um ein grobes Beispiel zu gebrauchen, nicht erwarten dürfen, daß eine Kröte mit Laubfroschhirn auf Bäume klettert. Wir werden wohl stets einen ziemlich erheblichen Einfluß der Körperkonstitution, der Muskeln und Sinnesorgane auf die Hirnzentren anzunehmen haben. Trotzdem glaube ich, daß bei Finden geeigneter Partner, auf die es hier vor allem ankommt (der Austausch zwischen Moorfrosch und Knoblauchkröte ist mir später nie mehr in dem Sinne geglückt, daß die Tiere über die Metamorphose gekommen wären), für die Lokalisationslehre sowohl wie für die Erkennung des Wechselverhältnisses zwischen Peripherie und Zentrum, zwischen Sinnesorgan, Körper und Gehirn wichtige Tatsachen gefunden werden könnten.

Diskussion: Geh. Rat SPEMANN.

27. Herr Prof. ALBRECHT HASE (Berlin-Dahlem):

Zur äußeren Gestaltung zoologischer Forschung.

Eingangs wurde betont, daß es sich nicht um einen wissenschaftlichen Vortrag handelt, sondern um Kritik und Hinweise auf Lücken und Mißstände im Lehr- und Wissenschaftsbetriebe der Zoologie. Es wird der Wunsch ausgesprochen, man sollte die jungen Zoologen auch mit Kenntnissen über Zweck und Aufgaben von zoologischen Gärten, Aquarien, Zoologischen Stationen, Naturschutzgebieten und -Pfaden bekannt machen, und zwar nicht nur des Inlandes, sondern auch des Auslandes, damit die kommende Generation einen Überblick gewinnt, wo und in welcher Weise Zoologie im ganzen Umfange betrieben wird. — Es wird ferner hingewiesen auf die Ausbildungslücken bei jungen Zoo-

logen (die als »vollkommen fertig« von der Hochschule kommen) in Geschichte der Zoologie, auf die Unerfahrenheit die bibliographischen Hilfsmittel historischer und kritischer Art zu benutzen, auf die unnötigen Längen in Arbeiten und endlosen Wiederholungen von altbekannten Dingen, auf die überflüssige Schaffung immer neuer Fachausdrücke. Weiter wird auf die äußere, oft ganz sinnlose Gestaltung des Satzbildes bei wissenschaftlichen Arbeiten und die Unbrauchbarkeit vieler Bilder verwiesen. Einzelne besonders krasse Beispiele werden erwähnt und die entsprechenden Hefte vorgewiesen. — Hinsichtlich der Vorträge wird betont, daß ein guter Teil zoologischer Vorträge zwar inhaltlich und wissenschaftlich wertvoll, aber rhetorisch und technisch oft so mangelhaft vorbereitet ist, daß kein Eindruck und bleibender Gewinn entsteht. Über Museumsbetrieb wird gesagt, daß er berufsmäßig gestaltet werden sollte, wobei als Richtschnur immer zu gelten hat: wie kann ich die wissenschaftlichen Schätze der mir anvertrauten Sammlungen den Fachgenossen am schnellsten dienstbar und zugänglich machen. Wer seinen Posten an einem Museum rein beamtenmäßig auffaßt, dient nicht der zoologischen Wissenschaft.

Schließlich wird über Mißstände gesprochen bei Personalauskünften, bei Anfragen nach Leistung und Charakter von anzustellenden jungen Zoologen. Gerügt wird das Wegloben von unbrauchbaren Persönlichkeiten. Die Zoologie hat — wie zum Schluß ausgeführt wird — es nicht nur mit Tieren zu tun, sondern auch mit sehr vielen menschlichen Einrichtungen.

Mängel und Fehler dieser aufzudecken, ist der Zweck der Ausführungen gewesen.

28. Herr Dr. P. RIETSCHEL:

Über den Stich der Honigbiene.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Frankfurt a. M.)

Es ist bekannt, daß die Arbeiterin der Honigbiene beim Stechen in die menschliche Haut ihren Stachel einbüßt und an der dabei entstehenden Verletzung eingeht. Der Fall, daß der Gebrauch einer Verteidigungswaffe dem sich verteidigenden Individuum den Tod bringt, hat verschiedene Deutungen erfahren. Die heute wohl am meisten verbreitete ist die, »daß eine Biene, die eine andere Biene oder ein sonstiges Insekt sticht — und das

ist die normale Verwendungsart der Giftwaffe —, keineswegs den Stachel verliert oder irgend Schaden leidet. Nur wenn sie das Mißgeschick hat, an einen Menschen zu geraten — für den ihr Dolch gewiß ursprünglich nicht geschaffen war —, dann kostet ihr der Stich das Leben» (v. FRISCH¹).

Daß das Steckenbleiben des Bienenstachels in der menschlichen Haut nicht allein auf die Ausbildung der Widerhaken an den Stechborsten zurückzuführen ist, geht aus dem Vorhandensein von Widerhaken auch am Stachel anderer Hymenopteren (in starker Ausbildung bei *Vespa*) hervor, die ihren Stachel nach dem Stich wieder aus der Haut zurückzuziehen vermögen. Ausschlaggebend für das Verhalten des Stachels ist das Verhältnis seiner Verankerungsfestigkeit (= V , abhängig von der Ausbildung der Widerhaken und von der Elastizität des gestochenen Mediums) zur Festigkeit, mit der der Stachelapparat am Abdomen befestigt ist (Reißfestigkeit = R). Ist $V < R$, so kann der Stachel nach dem Stich wieder aus der Haut herausgezogen werden, ist $V > R$, so bleibt er nach dem Stich in der Haut stecken. 3 Messungen von V für menschliche Haut (am Unterarm) ergaben die Werte: 7,9 g, 8,1 g, 8,4 g. R betrug bei 10 untersuchten Arbeiterinnen 1,1 bis 2,4 g, im Mittel 1,7 g, bei der Königin hingegen bei 3 Messungen 28,5 g, 32,3 g und 34,4 g. Die Reißfestigkeit des Arbeiterinnenstachels ist also bedeutend herabgesetzt. Es geschieht dies durch starke Verdünnung des Chitins an der Abrißstelle, und durch die Rückbildung der die Abrißstelle überbrückenden Muskeln (M. dorsalis primus und secundus zwischen quadratischer und Stigmenplatte, M. tergovalviferalis zwischen Stigmenplatte und Winkel), die bei den Hummeln und bei anderen Hymenopteren sehr viel stärker ausgebildet sind. Bemerkenswert ist auch das Verhalten des Nervensystems bei der Arbeiterin. Wohl durch die Rückbildung des Geschlechtsapparates, dem das letzte Ganglion bei den Hummeln und anderen Hymenopteren dicht anliegt, verbleibt der letzte Nervenknoten beim Abreißen des Stachels an diesem und setzt ihn in die Lage, auch noch nach der Trennung vom Abdomen die dem Einbohren dienenden wechselseitigen Vorstoßbewegungen der Stechborsten fortzusetzen. Bei Hummeln und Wespen ist dies nach experimentellem Abreißen des Stachels nicht der Fall.

Die starke Ausbildung der Stechborstenwiderhaken (Erhöhung von V), vor allem aber die starke Herabsetzung der Reißfestigkeit

¹ v. FRISCH 1927: Aus dem Leben der Biene.

durch Verdünnung des Chitins an der Abrißstelle und durch Rückbildung gewisser Muskeln, sowie die enge Verbindung des letzten Abdominalganglions mit dem Stachelapparat zeigen mit aller Deutlichkeit, daß der Verlust des Stachels nicht als ein Unfall infolge Stechens in ein ungeeignetes Medium, sondern als eine regelrechte Autotomie an einer hierzu vorgebildeten Stelle anzusehen ist. Diese bringt zwar nicht der einzelnen Arbeiterin, wohl aber dem Bienenstaat als Individuum höherer Ordnung Vorteile, indem sie ein Weiterarbeiten des Stachels auch dann verbürgt, wenn die stechende Biene abgewischt wird. Bei der Abwehr von Säugern (z. B. Bären) mit dicker Haut, deren Durchbohrung längere Zeit erfordert, wird hierdurch eine erhöhte Wirksamkeit des Stachels erreicht, gegen die der Nachteil des Verlustes einiger rein somatischer, leicht ersetzbarer Arbeitsbienen nicht ins Gewicht fällt.

29. Herr Prof. F. G. FISCHER (Freiburg i. Br.):

Zur chemischen Kenntnis der Induktionsreize in der Embryonal-Entwicklung.

Mit 2 Abbildungen.

Es darf heute angenommen werden, daß die Einwirkung gewisser Teile des Amphibienkeims auf andere, die im Laufe der Embryonalentwicklung bestimmte Bildungen, wie Medullarplatte oder Linse, hervorruft, stofflich vermittelt wird. Diese Annahme wurde sehr wahrscheinlich durch die Beobachtung, daß im Ektoderm der frühen Amphibien-Gastrula bei der Berührung mit abgetöteten Keimstücken oder mit Fragmenten tierischer Organe der verschiedensten Herkunft eine Medullarplatte induziert werden kann. Da ein bloß mechanischer Einfluß auszuschließen war, kommt bei den toten Induktoren eine andere Wirkung als eine chemische kaum in Frage.

Diese Feststellung erweckte die Hoffnung, durch Untersuchung der stofflichen Faktoren, die aus den induzierenden toten Implantaten wirken, Näheres zu erfahren über die Induktionsreize in der normalen Entwicklung. Es war allerdings von vornehmerein durchaus nicht sicher, ob die Mittel der Induktion in allen Fällen gleich sind.

Die weiteren Versuche zur chemischen Kennzeichnung neural-induzierender Substanzen, die im Freiburger Chemischen und im Zoologischen Institut gemeinsam mit E. WEHMEIER, H. LEHMANN,

L. JÜHLING und K. HULTZSCH durchgeführt worden sind, haben zu den folgenden Ergebnissen geführt:

Ätherlösliche Anteile: Mit organischen Lösungsmitteln, wie Äther, Aceton oder Alkohol, werden aus Amphibienkeimen Auszüge erhalten, die nach Emulsion in einer Agar-Agar-Gallerte und Implantation meistens gut entwickelte Medullarplatten induzieren. In gleicher Weise lassen sich auch aus tierischen Organen, z. B. aus Schweineleber oder aus Kalbsthymus Lipoid-extrakte erhalten, die zuweilen wirksam sind, doch bei weitem nicht in allen Fällen und meistens schwach.

Alle diese mit organischen Lösungsmitteln bereiteten Auszüge verlieren ihre Induktionsfähigkeit, wenn sie sorgfältig von freien Säuren oder ihren Salzen befreit werden. Die induzierenden Extrakte aus Amphibienkeimen z. B. werden fast immer schon dadurch unwirksam, daß man ihre ätherische Lösung mit Wasser ausschüttelt, und die Induktionsfähigkeit der Lipoidauszüge aus Leber oder anderen Organen verschwindet sicher, wenn ihre Lösung in Äther zur Entfernung der Säuren mit Natriumbicarbonat ausgeschüttelt wird.

Auch andere Präparate gereinigter Fette und Phosphatide, nach den üblichen Vorschriften aus verschiedenen tierischen Organen dargestellt, rufen in keinem Falle die Bildung von Neuralgewebe hervor. Ebensowenig induzierten einige käufliche Öle tierischen und pflanzlichen Ursprungs, wie Dorsch-Lebertran und Olivenöl.

Trotz der Unwirksamkeit aller untersuchten, säurefreien Lipoide wäre es möglich gewesen, daß bestimmte, darin enthaltene Anteile induzierend wirken, z. B. die des hauptsächlich aus Sterinen bestehenden »Unverseifbaren«. Verschiedene Präparate des »Unverseifbaren« wurden durch starke alkalische Hydrolyse von Amphibienkeimen, von tierischen Organen und ihren Lipoidauszügen, von Lebertran und Olivenöl, dargestellt und als Emulsion in einer Agar-Gallerte oder nach Adsorption an geronnenes Eiklar implantiert, ohne daß Neuralinduktionen beobachtet werden konnten. Nur mit Präparaten, die nicht völlig von den Säuren befreit waren, wurden einige wenige Neuralinduktionen erhalten; nach der Reinigung waren auch diese unwirksam.

C. H. WADDINGTON, J. NEEDHAM, W. W. NOWINSKI, D. M. NEEDHAM und R. LEMBERG haben behauptet, daß die wirksame Substanz, z. B. aus Kalbsleber, sich in der Fraktion des »Unverseifbaren« befindet und mit Digitonin fällen läßt. Sie halten es

daher für wahrscheinlich, »... that the naturally occurring evocator belongs to some group of sterol-like compounds¹«. Aus unsrern Versuchen ergeben sich keinerlei Anhaltspunkte dafür, daß irgendein Bestandteil des »Unverseifbaren« aus den genannten Lipoidfraktionen Neuralgewebe zu induzieren vermag.

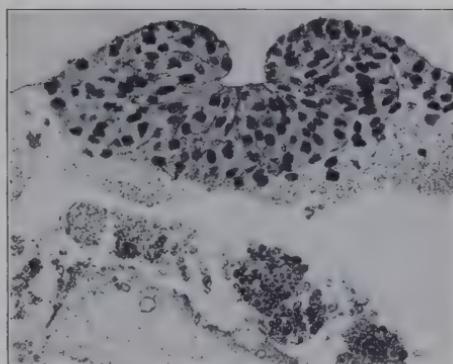
Dagegen sind die Säurefraktionen stets wirksam, die durch Verseifung der an und für sich nicht induzierenden Fette und Phosphatide verschiedener Herkunft erhalten werden, z. B. von Ätherauszügen aus Tritonkeimen oder aus

Schweineleber, von Schweineschmalz, von Eieröl und von Lebertran. Auch die Säuren aus den geprüften Ölen pflanzlicher Herkunft, z. B. aus Olivenöl und aus Leinöl, wirken in gleicher Weise.

Stückchen einer Agargallerte, die ungefähr 5% einer fein emulgirten flüssigen Säurefraktion enthält, rufen nach der Implantation im überlagernden Ektoderm des *Amblystoma*-Wirtskeims in etwa 60% aller gelungenen Operationen eine eindeutige Neuralinduktion hervor; im ganzen sind über 500 positive Fälle beobachtet worden.

Die Wirksamkeit der Säuren ist nicht etwa auf eine nicht-sauere Beimengung zurückzuführen, denn sie bleibt unvermindert, auch nach Entfernung der Neutralteile durch Ausäthern der Seifenlösung oder durch Digitoninfällung. Eine wiederholte Reinigung der Säuren durch fraktionierte Destillation ihrer Ester oder durch mehrfache Umkristallisation ihrer Salze aus organischen Lösungsmitteln ändert an ihrer Induktionsfähigkeit nichts.

Die Induktionsfähigkeit ist sicherlich nicht auf eine bestimmte besondere Säure zurückzuführen, denn es lassen sich mit verschiedenen Säuren, wie mit Ölsäure oder Linolensäure, die durch Überführung in Derivate streng gereinigt wurden, in gleicher Weise Medullarplatten induzieren.



Implant.

Abb. 1. Querschnitt durch die sekundäre Medullarplatte eines *Amblystoma*-Keims, induziert durch synthetische Ölsäure, die 5proz. in einer Agar-Agar-Gallerte emulgirt war. Vergr. 110 mal.

¹ Nature 134 (1934) 103.

Völlig gesichert wird die Wirksamkeit flüssiger Fettsäuren durch Neuralinduktionen, die mit einem Präparat synthetischer Ölsäure erzielt wurden. Ein Fall ist in Abb. 1 wiedergegeben.

Durch die synthetische Darstellung wird die Anwesenheit irgendeines unbekannten, in natürlichen Lipoiden vorkommenden, bestimmten »Induktionsstoffes« ausgeschlossen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach ist also die Induktionswirkung der mit organischen Flüssigkeiten aus tierischem Material bereiteten Auszüge auf die darin enthaltenen Säuren zurückzuführen.

Es ist jedoch nicht so, daß sich durch Einwirkung einer beliebigen Säure auf das Ektoderm seine Weiterbildung zu Neuralgewebe erreichen ließe. Versuche mit wasserlöslichen Säuren und mit verschiedenen anderen sauer reagierenden Substanzen waren bisher ohne Erfolg. Oft werden die Keime nur stark geschädigt. Auch feste Fettsäuren induzieren nicht, vielleicht weil sie sich zu schlecht im Agar-Implantat verteilen lassen und daher nicht mit dem Ektoderm des Wirtskeims in Berührung kommen. Infolgedessen wirken auch flüssige Säurefraktionen nach der Hydrierung, die sie in feste überführt, nicht mehr.

Ätherunlösliche Anteile: Die Fähigkeit von abgetöteten Gewebestückchen aus Amphibienkeim oder anderer Herkunft zur Induktion von Medullarplatten ist nach unseren Versuchen keineswegs auf ihre ätherlöslichen Bestandteile zurückzuführen, denn sie bleibt auch nach der Behandlung mit organischen Lösungsmitteln erhalten. Fein zerstückelte Amphibieneier z. B. induzieren auch nach tagelanger Behandlung im Extraktor mit verschiedenen siedenden Lösungsmitteln hintereinander nicht schwächer oder seltener als vorher.

Aus derart entfetteten Amphibienkeimen oder aus tierischen Organen lassen sich nun mit heißem und mit schwach alkalischem Wasser wirksame Auszüge erhalten. Es kann nachgewiesen werden, daß die Induktionswirkung nicht mit den ungelöst gebliebenen Eiweißstoffen, sondern mit den Nucleoproteid-Fraktionen verknüpft ist. Nach den verschiedenen Verfahren, die zur Extraktion und Fällung dieser Fraktion dienen, werden Präparate erhalten, die zum Teil sehr stark induzieren, und zwar am reichlichsten aus Organen, welche größere Mengen von Kernsubstanzen enthalten, wie aus der Thymus- und Pankreasdrüse des Kalbes oder aus Leber.

Die Induktionsfähigkeit dieser Präparate vermindert sich nicht, wenn sie mehrfach in Alkalien aufgelöst und mit Säuren ausgefällt, oder wenn sie lange Zeit hindurch dialysiert werden.

Auch die Extraktion mit organischen Lösungsmitteln, selbst in der Hitze und nach vorherigem Ansäuern, verkleinert ihre Wirksamkeit nicht. In Abb. 2 ist ein Schnitt durch eine der Medullarplatten wiedergegeben, die mit einem derartig vorbehandelten Nucleoproteid-Präparat hervorgerufen wurden.

Es ist bemerkenswert, daß alle diese Fraktionen infolge ihrer Darstellungsweise schwach sauer reagieren.

Sowohl Keim- und Organstückchen, wie die Nucleoproteid-Präparate induzieren nur, wenn sie in Substanz, nicht aber, wenn sie in einer Agar-Agar- oder Gelatine-Gallerte eingebettet implantiert werden. Das spricht dafür, ebenso wie das Verhalten bei der Dialyse, daß die wirksamen Stoffe nicht echt wasserlöslich sind. Sehr wahrscheinlich müssen sie erst durch die Einwirkung der Fermente des Wirtskelms auf das Implantat gebildet werden. Die Vermutung ist naheliegend, daß es die aus den Nucleinsubstanzen freiwerdenden, sauerwirkenden Nucleotide sind, die z. B. auch die Induktionsfähigkeit der neutral reagierenden, entfetteten Keimstücke bedingen. Daß sie es sein könnten, geht aus den Neuralinduktionen hervor, die von reiner Muskel-Adenylysäure herbeigeführt wurden². Mit anderen Mononucleotiden aus tierischen Nucleinsäuren und aus denen der Hefe wurden keine positiven Ergebnisse erhalten, vielleicht infolge ihrer zu großen Löslichkeit in Wasser. Sogar bei der am schwersten löslichen Muskeladenylysäure lassen sich neben Versuchsreihen mit Induktionen auch völlig negative Reihen beobachten.

Die Möglichkeit, daß die Induktionswirkung der hochmolekularen ätherunlöslichen Fraktionen auch auf andersartige Stoffe zurückzuführen ist, steht selbstverständlich noch offen.

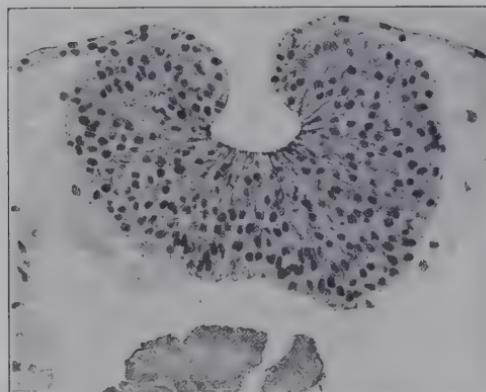


Abb. 2. Querschnitt durch die sekundäre Medullarplatte eines *Ambl.*-Keims, induziert durch Nucleoproteid aus Kalbs-Thymus. Vergr. 80 mal.

² FISCHER, F. G. u. WEHMEIER, E., Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Abt. Biologie 1933, 394.

Aus den geschilderten Ergebnissen läßt sich erkennen, daß der Induktionsreiz, der von toten Implantaten ausgeübt wird, eine Säurereiz sein kann.

Die induzierende Fähigkeit flüssiger Fettsäuren steht außer Zweifel; allen übrigen wirksamen ätherunlöslichen Implantaten scheint das eine gemeinsam zu sein, daß sie entweder sauer reagieren, wie die Muskel-Adenylysäure oder die Nucleoproteid-Fraktionen, oder zum mindesten bei der enzymatischen Auflösung sauer reagierende Substanzen liefern können.

Es wird daher zu prüfen sein, inwiefern die Wirksamkeit lebender Induktoren ebenfalls sich auf einen Säurereiz zurückführen läßt.

Dadurch aber, daß die Induktion von Neuralgewebe durch verschiedene Stoffe bewirkt werden kann, wird jede Schlußfolgerung von den aus toten Implantaten wirkenden Faktoren auf die Mittel der Induktion lebender Induktoren fragwürdig und bedarf der Nachprüfung auf anderem Wege.

Diskussion: Prof. HARTMANN, Prof. MANGOLD, Prof. VOGT, Prof. KÜHN, Dr. LEHMANN.

**30. Herr Dr. KARL HENKE (Berlin-Dahlem):
Entwicklung und Bau tierischer Zeichnungsmuster¹. (1. Referat.)**

(Mit 25 Abbildungen.)

Inhaltsverzeichnis:

1. Musterbildung auf Grund chimärischer Entwicklung	178
2. Musterbildung auf Grund zeitlicher Rhythmen	179
3. Rißzeichnungen	190
4. Ausbreitungsfelder	192
5. Feldgrenzenmuster	202
6. Ausbreitungsrhythmen	213
7. Simultanrhythmen	216
8. Zusammengesetzte Muster	221
9. Eine vergleichende Morphologie der Flügelzeichnung der Saturniden auf entwicklungsphysiologischer Grundlage	228

Die Zeichnungsmuster sind für entwicklungsphysiologische Versuche deshalb so besonders geeignet, weil sie ökologisch angesehen ein Grenzgebiet der Anpassung bilden. Man findet alle Übergänge von ausgesprochen adaptiven Mustern, die wegen ihrer

¹ Die in dem Referat erwähnten noch unveröffentlichten eigenen Untersuchungen wurden ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

komplizierten Zusammensetzung oder ihrer Verknüpfung mit bestimmten Verhaltensweisen kaum einen Zweifel zulassen, daß ihnen eine Bedeutung im Leben ihrer Träger zukommt, bis zu solchen, bei denen eine visuelle Bedeutung durch nichts wahrscheinlich gemacht wird oder sogar ausgeschlossen werden kann, z. B. weil sie dauernd verdeckt getragen werden, während anderseits ihre Entstehung durch einfache, vielleicht mit anderen Entwicklungsaufgaben verknüpfte Mechanismen auf den ersten Blick wahrscheinlich wird. So kann man hoffen, in der Analyse von mechanisch leicht verständlichen bis zu komplizierten spezifisch biologischen Bildungen allmählich fortzuschreiten. Weiterhin ist der Zusammenhang der Zeichnungsmuster mit wesentlichen vitalen Funktionen im allgemeinen (wenn auch sicher nicht in allen Fällen) so gering, daß sie ohne tiefere Schädigung ihrer Träger weitgehende experimentelle Veränderungen ertragen. Aus demselben Grund bietet auch schon die Variabilität unter natürlichen Verhältnissen vielfach einen außerordentlichen Reichtum an Varianten als Hilfsmittel für die entwicklungsphysiologische Analyse, der im Zustand der Domestikation mit seinen von Grund aus veränderten Ansprüchen an die visuelle Ausstattung rasch noch weiter zunimmt. Im folgenden soll zunächst eine Anzahl von Zeichnungsmustern, besonders solche, deren experimentelle Analyse bereits in Angriff genommen ist, unter entwicklungsphysiologischem Gesichtspunkt betrachtet werden, indem nach der Natur der in den einzelnen Fällen wirksamen formbildenden Faktoren gefragt wird. Die histologische Ausdifferenzierung des Musters soll dabei hier außer Betracht bleiben, mag es sich nun um Verschiedenheiten in der Anfärbung einer Kutikula, um Ansammlungen von Pigmentzellen, um räumlich geordnete Bildung optisch wirksamer Feinstrukturen oder aber um verschieden gerichtete Entwicklung komplizierter Gebilde handeln, die sich schließlich nicht nur in der Gesamtfarbe, welche das Musterbild bestimmt, sondern in ihrem ganzen Aufbau unterscheiden, wie es z. B. für das Schuppenmuster auf dem Flügel der Mehlotte gilt (KÜHN und HENKE 1932). Diese Beschränkung auf die eigentlichen Formbildungsvorgänge, die sehr wohl auch bei histologisch ganz verschiedenen Mustern die gleichen sein können, erlaubt eine weite Ausdehnung der Vergleiche. Sicher hat eine solche Betrachtung, wie das GOLDSCHMIDT seit langem betont hat, Bedeutung für die allgemeine Entwicklungsphysiologie, da die meisten Formbildungsvorgänge in gewisser Weise als Musterbildungen

angesehen werden können. Indem nun die nähere Untersuchung zeigt, daß die Zeichnungsmuster eine Reihe ganz verschiedenartiger entwicklungsphysiologischer Typen bilden, ergibt sich die Möglichkeit, den einzelnen Mustertypen verschiedene allgemeine entwicklungsphysiologische Phänomene und Probleme zuzuordnen, die durch ihre Analyse angreifbar werden. Im einzelnen soll aber hier auf die verschiedenen Anwendungsmöglichkeiten der gewonnenen Ergebnisse noch nicht näher eingegangen werden, sondern es soll nur gelegentlich auf den einen oder anderen Punkt hingewiesen werden, zu dessen Behandlung die Untersuchung von Zeichnungsmustern beitragen kann. Schließlich soll an dem Beispiel einer kleinen systematischen Gruppe gezeigt werden, wie die Zeichnungsmuster wegen ihrer leichten Zugänglichkeit für die entwicklungsphysiologische Behandlung besonders geeignet sind für eine vergleichende Morphologie auf entwicklungsphysiologischer Grundlage, die nicht nur einzelne ausgezeichnete Fälle herausgreift, sondern einen bestimmten Umkreis von Formen grundsätzlich vollständig erfaßt.

1. Musterbildung auf Grund chimärischer Entwicklung.

Die von SÜFFERT aufgestellte Gruppe der abhängigen Zeichnungen, bei denen schon vorher ausgebildete, grob morphologische Strukturen farbig ausgezeichnet werden, bietet kein besonderes entwicklungsphysiologisches Interesse, da hier bei der Entstehung des Musters keine eigenen Formbildungsvorgänge mehr stattfinden.

Ein erster Typus von autonomen oder unabhängigen Zeichnungen kommt dadurch zustande, daß zwei genetisch verschiedene Zellarten in fortgesetzter Teilung zwei verschieden gefärbte Gewebepartien hervorbringen. Bei der Entstehung eines solchen Gebildes kann man wohl allgemein von einer chimärischen Entwicklung sprechen, so daß dieser Typus der Entstehung von Zeichnungsmustern als Musterbildung auf Grund chimärischer Entwicklung zu bezeichnen wäre. Unter natürlichen Verhältnissen kommt sie wohl kaum vor, wohl aber bei domestizierten Tieren und besonders Pflanzen. Als Beispiel für ein tierisches Muster dieser Art kann die von KATSUKI (1927) beschriebene Mosaikzeichnung der Seidenraupe dienen, deren genetische Natur durch GOLDSCHMIDT und KATSUKI (zuletzt 1931) aufgeklärt wurde. Sehr verbreitet sind die Musterbildungen auf Grund chimärischer Entwicklung weiterhin bei Zier-

pflanzen, besonders bei der Entwicklung panaschierter Blätter aus einer Anlage, die ein Mosaik aus ergrünungsfähigen und nicht ergrünungsfähigen Zellen bildet. KÜSTER (1926) hat zahlreiche Fälle dieser Art zusammengestellt. Auch die Entstehung der schekkigen Blütenmuster mancher Zierblumen gehört hierher. So hat DEMEREC (1931) gezeigt, daß bei gewissen Rassen von *Delphinium ajacis* häufig somatische Mutationen eintreten, die auf den sich entwickelnden Blütenblättern je nach der Zahl der auf die Mutation noch folgenden Zellteilungen größere oder kleinere Areale von einer von den übrigen Blütenteilen abweichenden Färbung bedingen. Charakteristisch für diese Art von Scheckungen bei Blüten ist die mehr oder weniger unregelmäßige Verteilung der verschiedenen gefärbten Areale im Gegensatz zu der gesetzmäßigen Anordnung solcher Scheckungsfelder, welche wie die von SCHRÖDER (1934) untersuchte Form der Scheckung an Petunienblüten auf einer Ausbreitung gewisser Stoffe von bestimmten, morphologisch festgelegten Stellen innerhalb der Blütenanlage zu beruhen scheinen. Ferner werden im allgemeinen bei den durch chimärische Entwicklung entstandenen Mustern die verschieden gefärbten Areale, so wie es bei den panaschierten Blättern die Regel ist, ohne Übergang aneinander stoßen, weil jede Zelle nur entweder dem einen oder dem anderen genetischen Typus angehören kann, während in dem anderen Fall Zellen mit verschiedenen Farbabstufungen mehr oder weniger weiche Übergänge zwischen den verschieden gefärbten Arealen zu bilden pflegen. Dieser Unterschied besteht aber nicht immer, da jedenfalls in dem einen von DEMEREC untersuchten Fall der charakteristische Blütenfarbstoff der mutierten Zellen in einem gewissen Umfang in die benachbarten Zellen hinüber diffundiert.

Neben ihrer Bedeutung für genetische Fragen bieten die Musterbildungen auf Grund chimärischer Entwicklung ein besonderes entwicklungsphysiologisches Interesse dadurch, daß sie zu einem Studium der Determinationsverhältnisse und der Wachstumsordnung in den gemusterten Organen verwandt werden können, wie das besonders klar die Untersuchungen von SCHLÖSSER (1935) an einer *Solanum*-chimäre zeigen.

2. Musterbildung auf Grund zeitlicher Rhythmen.

Ein zweiter entwicklungsphysiologischer Haupttypus von Zeichnungsmustern kommt dadurch zustande, daß die Eigenschaften eines Gewebes sich in der Zeit, und zwar im

allgemeinen periodisch, verändern. Einen klaren Fall dieser Art bilden die bei Molluskenschalen verbreiteten, quer zur Wachstumsrichtung liegenden Streifungen. Da hier das gemusterte Gebilde sich nach Art eines gewebten Tuches durch ständigen Zuwachs am Rande vergrößert, kann ein solches Querstreifenmuster nur dadurch entstehen, daß der die Schale bildende Mantelrand in zeitlichem Wechsel verschieden pigmentierte bzw. pigmentierte und unpigmentierte Schalenteile bildet. Dagegen kommen die bei Mollusken ebenfalls häufigen Längsstreifungen auf eine ganz andere Weise, nämlich dadurch zustande, daß der Mantelrand aus verschiedenen nebeneinander liegenden Partien besteht, von denen die eine diesen, die andere jene Farbtypus der Schale hervorbringt. Sehr häufig sind bei Schnecken schließlich Fleckzeichnungen, z. B. dunkle Flecken auf hellem Grund, die gleichzeitig in Längs- und Querreihen stehen. Hier muß das Muster, das in seinem Aufbau in der Wachstumsrichtung und senkrecht zu ihr ganz gleichartig erscheint, ebenso wie ein entsprechendes Muster auf einem gewebten Tuch durch das Zusammenwirken von zwei ganz verschiedenen, die Unstetigkeit in den beiden Richtungen bedingenden Mechanismen entstehen. Es muß einerseits längs des Mantelrandes eine bestimmte Struktur vorgebildet und andererseits während der Schalenbildung ein zeitlicher Rhythmus wirksam sein.

Nicht selten findet man bei nahe verwandten Formen Querstreifen, Längsstreifen und Fleckmuster nebeneinander. Ihr Auftreten innerhalb einer Art bei der Hainschnecke *Tachea nemoralis* L. ist deshalb besonders interessant, weil hier der Aufbau eines zusammengesetzten Fleckmusters aus zwei verschiedenen Komponenten sogar der genetischen Analyse zugänglich ist, wie die Untersuchungen von LANG (1912) gezeigt haben. Die typische Form besitzt eine vorgebildete Differenzierung des Mantelrandes, welche zur Bildung einer längsgestreiften Schale führt (Abb. 1b). Andererseits kann diese Differenzierung aber auch durch einen dominanten Faktor weitgehend verdeckt sein, so daß die fünf dunklen Bänder mehr oder weniger vollständig miteinander verschmelzen (Abb. 1a). Ein anderer, ebenfalls dominanter Faktor hat die Eigenschaft, die Pigmentbildung am Mantelrand in rhythmischen Zeitintervallen zu unterbrechen, so daß er in Kombination mit demjenigen Genotypus, der ohne ihn gleichförmige Dunkelheit bedingt, ein quergestreiftes Gehäuse erzeugt (Abb. 1c). Ist

aber gleichzeitig auch die vorgebildete Differenzierung des Mantelrandes wirksam, welche die Längsbänderung der typischen Form bedingt, so entsteht ein geflecktes Gehäuse (Abb. 1d). LANG hat von dieser (var. *punctata*) und der verschmolzenbändrigen Form (var. *coalita*) ausgehend die quergebänderte, die in der freien Natur gleichfalls, aber seltener (als var. *undulata*) vorkommt, als Kreuzungsnovum hergestellt. Sie erscheint hier gegenüber der gefleckten Form als der abgeleitete Zustand, aber nur deshalb, weil in diesem Fall die Anlage für die vorgebildete Differenzierung des Mantelrandes offenbar auch noch vorhanden und nur ihre Manifestation durch den Faktor für Verschmolzenbändrigkeit mehr oder weniger weitgehend verhindert ist. Es ist sehr wohl möglich, daß bei anderen querstreifigen Formen, welche anderen Arten angehören als ihre längsgestreiften oder gefleckten Verwandten, Anlagen für eine vorgebildete Differenzierung des Mantelrandes überhaupt fehlen, so daß allein der zeitliche Rhythmus als musterbildendes Prinzip vorhanden ist.

Der Mantelrand ist der weitaus wichtigste, aber nicht der einzige Sitz der Musterbildung bei der Molluskenschale. Bei den Cypräen finden sich Muster von dunklen Ringen auf hellem Grund und andere, z. T. kompliziertere zentrische Muster, bei denen die gelegentlich vorkommenden Varianten bereits erkennen lassen, daß sie nicht nach dem Prinzip des Webmusters entstehen, sondern von dem die Schale überdeckenden Mantel auf Grund eines hier flächenhaft vorgebildeten Musters auf die Schale aufgedruckt werden. So findet man bei manchen Stücken von *Cypraea argus* L. daß in einem größeren Gebiet der Schale jeder einzelne dunkle Ring von einem zweiten, gleich großen, aber meist weniger scharf und dunkel gezeichneten überschnitten wird (Abb. 2). Offenbar hat sich der Mantel hier während der Ausbildung des Musters auf der Schale verschoben, so daß das in ihm vorgebildete Muster in zwei entsprechend gegeneinander verschobenen Ausfertigungen verwirklicht wird.

Die im Mantel vorgebildeten Muster der Molluskenschale, auch die auf einer Differenzierung des Mantelrandes beruhenden



Abb. 1. Schalen von *Tachea nemoralis* L. a mit Verschmelzung der fünf Längsbänder (var. *coalita*); b die typische längsgebänderte Form; c quergebänderte Form, von LANG als Kreuzungsnovum aus a und d hergestellt (= var. *undulata*); d tüpfelbändrige Form (var. *punctata*).
a, c, d nach LANG.

Längsstreifungen, können zu den abhängigen Musterbildungen gerechnet werden. Demgegenüber repräsentieren die auf einem zeitlichen Wechsel im Verhalten des Mantelrandes beruhenden Muster bzw. die entsprechende Komponente in einem zusammengesetzten Muster, wie sie die Fleckmuster darstellen, ein eigenes Prinzip der Musterbildung. Seine weitere Analyse wird vielleicht auch zu der Frage nach dem Zustandekommen zeitlicher Rhythmen überhaupt Beiträge liefern können.

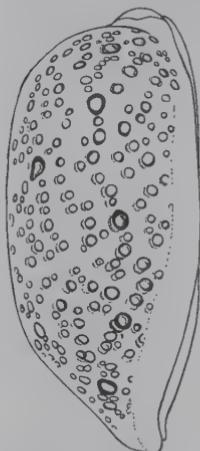


Abb. 2. Schale von *Cypraea (Talparia) argus* L., streckenweise mit zwei gegeneinander verschobenen Ausfertigungen der Ringzeichnung.

Nach demselben Prinzip können auch die Muster auf solchen Gebilden entstehen, die nicht wie die Molluskenschale kutikulare Bildungen darstellen, sondern durch Auswachsen von einer Vegetationszone aus gebildet werden. Eine solche Vegetationszone kann wie bei pflanzlichen Sprossen und manchen Tierstöcken terminal liegen, so daß die neu gebildeten Teile in basaler Richtung abgeschoben werden, oder sie liegt wie bei linaelischen Monokotylenblättern oder bei Säugerhaaren und Federn basal, und das entstehende Gebilde wächst in distaler Richtung vor. Es ist aber wenn auch möglich, so doch keineswegs selbstverständlich, daß auch hier die Musterbildung nach dem Prinzip des Webmusters vor sich geht. Vielmehr gibt es hier, wie das HAECKER bereits (allerdings im Zusammenhang

mit einer bestimmten Theorie der Farbbildung) in seiner Phänotypen ausgeführt hat, neben dieser Möglichkeit noch die zweite, daß entweder das gesamte Muster oder doch das Muster eines größeren Teiles des betreffenden Gebildes auf der Oberfläche seiner Anlage durch ein einheitliches, nicht auf einem zeitlichen Wechsel beruhendes Geschehen determiniert wird. Für die Blätter der Monokotylen hat KÜSTER (1926) diese Möglichkeit hervorgehoben. Für die Vogelfeder liegen aus neuerer Zeit eine Reihe von experimentellen Untersuchungen vor, die unter dem Gesichtspunkt dieses Problems betrachtet werden können.

Daß zunächst grundsätzlich die Möglichkeit besteht, durch Ausnutzung zeitlicher Verschiedenheiten ein Farbmuster auf der Feder entstehen zu lassen, geht aus Untersuchungen von KUHN (1932) an verschiedenen Formen zeitlich dimorpher Gefieder hervor. Bei der Wiener Weißschildtaube besteht für die Federn des

sogenannten Flügelschildes, d. h. des Ober- und Unterarmbezirks, ein Altersdimorphismus: die Federn sind im Jugendkleid farbig und werden nach der ersten Mauser durch weiße ersetzt. Rupft man nun vor der Zeit der ersten Mauser eine Feder des Jugend-

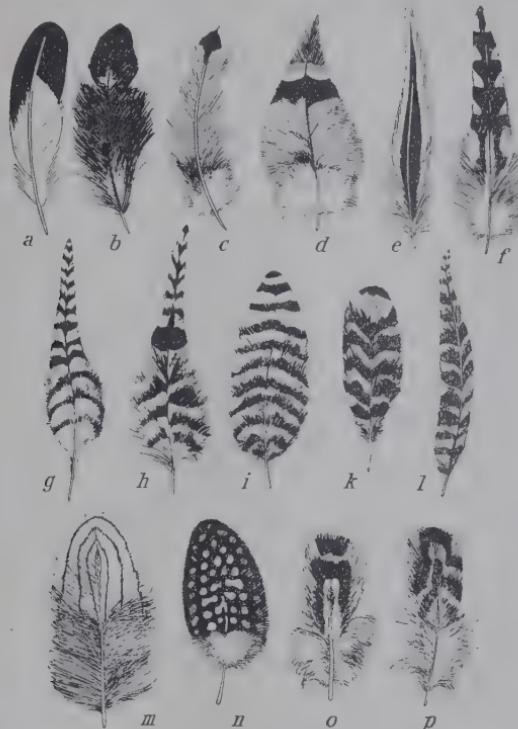


Abb. 3. Experimentell hervorgerufene und natürliche Zeichnungsmuster auf Vogelfedern. a Armschwinge einer Wiener Weißschildtaube, Umschlagsfeder zwischen Jugend- und Alterskleid. b-f Federn von braunen Leghorn-Hühnern; b Brustfeder eines Kapauns mit hellen Farbmarken nach Injektion von 1,5 Ratteneinheiten weiblichen Sexualhormons; c, d Sattelfedern von Hähnen mit dunklen Farbmarken nach Injektion von 5 (c) bzw. 10 (d) mg Thyroxin; e, f Halsbehangfedern eines Hahnes, e normal, f mit Querstreifung nach in sechstägigen Abständen während des Federwachstums wiederholten Injektionen von je 1,5 mg Thyroxin. g-l Federn von Plymouth-Rock-Hähnen, g, h Sattelfedern, g normal, h mit verbreiterter dunkler Zone nach Injektion von 10 mg Thyroxin; i, k Halsfedern, i normal, k mit verbreiterter weißer Zone nach Injektion von 7,5 mg Thyroxin; l Schwungfeder aus dem ersten Gefieder eines jungen Hahnes. Der langsam wachsende apikale Federteil hat breitere weiße Streifen als der schnell wachsende basale. m Sattelfeder des Silberfasans, n Brustfeder des Perlhuhns. o, p Sommerfedern von wildfarbenen Erpeln; o aus der Bauchregion, p aus der Flankenregion. — a, o, p nach KUHN (1932); b-f nach LILLIE und JURN (1932); g-l nach MONTALENTI (1934); m nach KRUIMEL aus HAECKER (1918); n nach Hardesty (1933).

kleides aus, so tritt eine Regeneration ein, und es entsteht bei richtig gewähltem Zeitpunkt des Rupfens eine „Umschlagfeder“, welche in ihrem apikalen Teil die Farbe des Jugendkleides, basal dagegen die weiße Farbe des Alterskleides zeigt (Abb. 3a). Die Differenzierung der Feder erstreckte sich also über einen Zeit-

raum, innerhalb dessen ein Umschlag von der Potenz zur Hervorbringung dunkler zu der Potenz für weiße Federn im Flügelschild stattfand, und dieser Umschlag zwischen zwei Farbtypen erwies sich als nicht an den Übergang von einer Federindividualität zu anderen gebunden. Die Möglichkeit eines zeitlichen Wechsels als Musterursache ist damit bewiesen. Ganz entsprechend ließen sich auch beim Erpel durch Rupfen Umschlagsfedern zwischen dem dunklen, grob gebänderten Typus der Sommerfeder und dem hellen, fein gemusterten Typus des Prachtkleides herstellen, wenn eine Feder des Sommerkleides in der Zeit zwischen Mitte Juni und Mitte August ausgezogen wurde. Bei früherem Ausziehen entstand noch eine ganze Sommerfeder, bei späterem schon eine ganze Winterfeder.

Daß auch noch andere Musterarten als diese einfachen aus zwei Phasen bestehenden Muster durch Benutzung zeitlicher Differenzen auf der Feder hergestellt werden können, zeigten die Versuche von LILLIE und JUHN (1932). Sie benutzten die Möglichkeit, durch Injektion verschiedener Hormone den Farbtypus der normalerweise einheitlich dunklen oder einheitlich hellen Federn bestimmter Hühnerrassen zu verändern. Wurden z. B. bei braunen Leghorn-Hähnen während der Neubildung einzelner vorher ausgerupfter Federn verschiedene stark dosierte Injektionen von Thyroxin gegeben, so bildete sich auf der im ganzen hellen Sattelfeder je nach der Stärke der Dosis ein axial gelegener schmälerer oder breiterer dunkler Fleck oder schließlich eine die ganze Breite der Feder einnehmende Binde. Abb. 3c und d zeigen relativ große derartige Marken, während die Feder Abb. 3b aus einem anderen Experiment eine kleinere axiale Marke trägt, in diesem Fall hell auf dunklem Grund. Nun geht die Ausdifferenzierung der Struktur der Feder und ihre Streckung zur endgültigen Größe in einer die Federanlage ringförmig umziehenden Zone, dem sogenannten Kragen vor sich. An einem Teil des Krags wird der Federschaft differenziert, in den angrenzenden Bezirken die basalen Teile der jeweils an der gerade gebildeten Schaftstrecke inserierenden Rami, in dem folgenden Gebiet die mittleren Teile anderer, an der fertigen Feder weiter unten am Schaft inserierenden Rami und so fort bis zur Differenzierung von Ramusenden in dem dem Ort der Differenzierung des Schafes gegenüberliegenden Kragengebiet. Es sind also stets Teile aus allen Regionen des Federquerschnitts gleichzeitig in der Differenzierung begriffen, und wenn eine schwache Hormondosis nur die

axialen Teile der Feder wirksam trifft und zur Reaktion veranlaßt, so folgt daraus, daß die Teile des Kragens, die sie hervorbringen, eine niedrigere Schwelle gegenüber dem Hormonreiz haben als die übrigen. Erst die stärksten Konzentrationen des Hormons sind stark genug, um auch die relativ hohe Schwelle derjenigen Teile des Kragens, die die Ramusenden bilden, zu erreichen. Dagegen haben nun diese Teile des Kragens eine kürzere Latenzzeit als die übrigen, so daß, wenn rasch und für kurze Zeit eine hinreichend hohe Konzentration des Hormons im Blut hergestellt wird, sie allein überhaupt ansprechen. Abb. 3b zeigt den Fall, daß auf der normalerweise einheitlich dunklen Brustfeder eines Kapauns durch eine bestimmte Dosis weiblichen Sexualhormons eine helle Randzeichnung hergestellt wurde. Außerdem haben nur noch die Federteile in unmittelbarer Nähe der Rhachis mit ihrer niedrigen Schwelle noch auf den rasch abklingenden Hormonreiz angesprochen. Werden in Abständen von mehreren Tagen wiederholt Injektionen vorgenommen, so lassen sich auch Muster aus zahlreichen Querstreifen herstellen, wie bei der Halsbehangfeder eines braunen Leghornhahnes in Abb. 3f, die normalerweise nur eine axiale dunkle Längszeichnung besitzt (Abb. 3e), durch eine Reihe in sechstägigen Abständen verabreichter Injektionen von Thyroxin aber zur Ausbildung einer entsprechenden Anzahl von Querstreifen veranlaßt wurde.

Es zeigt sich also, daß durch Herstellung zeitlicher Verschiedenheiten einfache und periodische Muster auf der Feder experimentell erzeugt werden können, und daß durch Hinzutritt einer entlang dem Kragen vorhandenen Differenzierung in der Reaktionsfähigkeit des Federkeims, die übrigens mit Ungleichheiten der Entwicklungsgeschwindigkeit in den verschiedenen Teilen des Kragens zusammenhängt, verschiedene Mustervarianten hergestellt werden können, ganz wie bei der Schnekkenschale zeitlicher Rhythmus und vorgebildete Differenzierung des Mantelrandes zur Herstellung des Musters zusammenwirken können.

Die Frage, ob die gleichen Prinzipien, nach denen so experimentell Federmuster hergestellt werden können, auch bei natürlichen Federmustern wirksam sind, hat vor allem MONTALENTI (1934) geprüft. Er untersuchte die quergestreifte Feder der Plymouth-Rock-Hühner und fragte sich zunächst, ob etwa auch hier die Querstreifung auf einer zeitlich wechselnden Blutzusammensetzung beruht, durch die ein zeitlicher Wechsel in der farbigen Differenzierung des Gefieders hervorgerufen

werden könnte. Trifft dies zu, so muß in einem bestimmten Zeitpunkt in allen in Differenzierung begriffenen Federn die gleiche Phase, entweder Schwarz- oder Weißbildung, vorliegen. MONTALENTI fand nun, daß zwar in einem bestimmten Zeitpunkt ein ziemlich großer Teil der in Bildung begriffenen Federn in der gleichen Phase der Differenzierung steht, daß aber immer auch Federn mit verschieden stark verschobener Phase vorhanden sind. Eine gleichmäßige Lenkung der Differenzierung aller Federn durch die Zusammensetzung des Blutes kommt also nicht in Frage. Dagegen fand MONTALENTI eine andere Beziehung, die zusammen mit der Tatsache, daß eine gewisse Annäherung an eine Synchronität in der Differenzierung der Einzelfedern häufig doch vorhanden ist, für die Bedeutung eines zeitlichen Rhythmus bei der Musterbildung spricht. Es zeigte sich nämlich, daß die mittlere Wachstumsgeschwindigkeit bei den Federn verschiedener Körperregionen verschieden ist, und daß zugleich die mittlere Breite eines Doppelstreifens, also der Abstand von einer bestimmten Linie innerhalb des Musters bis zur nächsten gleichartigen Linie variiert. Dabei besteht zwischen diesen beiden Variablen eine deutliche Proportionalität. Dies besagt aber, daß der zeitliche Abstand zwischen der Differenzierung einer bestimmten Linie im Federmuster und der Differenzierung der nächsten gleichartigen Linie, also der Rhythmus der Herausdifferenzierung des Musters, in verschiedenen Körperregionen im Mittel der gleiche ist, obgleich die Länge, welche die einzelnen Zonen erreichen, verschieden ist. Freilich sind diese Rhythmen, wie vorher erwähnt, im allgemeinen trotz ihrer im Mittel gleichen Länge nicht streng gleich gestellt, der Takt ist verschieden. Diese Beziehungen sind sogleich verständlich, wenn man annimmt, daß die Determination des Musters identisch ist mit der Festlegung eines auf die jeweils in Differenzierung begriffenen Federteile wirkenden Rhythmus, der als erblich festgelegtes Merkmal in allen Follikeln die gleiche Länge hat, während im übrigen die einzelnen Follikel mehr oder weniger unabhängig voneinander sind. Es muß aber bemerkt werden, daß es sich hier zunächst nur um ein Indiz handelt, ein zwingender Beweis, daß die Determination des Musters erst mit seiner Herausdifferenzierung stattfindet, aber nicht vorliegt. Die Beziehung zwischen mittlerer Doppelstreifenbreite und mittlerer Wachstumsgeschwindigkeit der Federn verschiedener Körperregionen, wie sie gefunden wurde, könnte sehr wohl auch dann bestehen, wenn alle oder eine größere Anzahl der Querstreifen der einzelnen Federn

bereits vor dem Eintritt in die Differenzierung in einer Zone des Federkeims, die zunächst sehr schmal sein könnte, auf Grund ganz anderer Mechanismen als eines zeitlichen Rhythmus determiniert wären. Die gefundene Beziehung würde in diesem Fall z. B. auch dann bestehen, wenn der Abstand zwischen je zwei für die gleiche Farbe, etwa weiß determinierten Zonen der Federkeime in allen Körperregionen im Mittel der gleiche wäre und die Herausdifferenzierung des Musters innerhalb des schon determinierten Bereichs überall im Mittel mit der gleichen, von der Wachstums geschwindigkeit der Feder unabhängigen Geschwindigkeit fortschritte. Auch eine weitere Feststellung von MONTALENTI scheint dieser Möglichkeit nicht unbedingt zu widersprechen. Er fand, daß durch bestimmte Hormoninjektionen während der Federentwicklung der Rhythmus der Musterdifferenzierung gestört werden kann, indem je nach der gerade zur Zeit der Injektion in der einzelnen Feder in Differenzierung begriffenen Phase eine schwarze oder eine weiße Zone von besonders großer Breite gebildet wird (Abb. 3g—k). Auch hier ist der Schluß von der festgestellten Änderung des Differenzierungsrythmus auf eine zugrunde liegende Änderung eines gleichfalls zeitlichen Determinations rythmus nicht zwingend. Es kann sein, daß der Eingriff nicht die Musterbildung als solche, sondern allein die Herausdifferenzierung eines schon vorher determinierten Musters trifft, indem er die Folge hat, daß eine bereits determinierte, im Augenblick des Reizes in Differenzierung begriffene Zone ein stärkeres Wachstum als im Normalfall durchmacht. In diesem Fall würde nicht ein rhythmisches Determinationsgeschehen in seinem Rhythmus gestört, sondern an einem bereits determinierten Muster würden durch einen Eingriff in das spätere Differenzierungs geschehen gewisse Veränderungen angebracht. Ein weiteres Argument für die Auffassung, daß die Musterdetermination mit der Differenzierung schwarzer und weißer Zonen zusammenfällt, liegt darin, daß im allgemeinen langsam wachsende Federn oder wie in Abb. 31 Federteile im Vergleich zu der Breite der schwarzen Zonen breitere, schnell wachsende schmälere weiße Zonen besitzen, eine Abhängigkeit, wie sie ähnlich auch bei den durch Hormoninjektion auf dunklen Federn erzeugten Weißmustern besteht. Hier kommt sie dadurch zustande, daß langsam sich entwickelnde Federkeime und auch Teile eines Federkeims eine niedrigere Reaktionsschwelle gegenüber dem Hormonreiz haben als schnell wachsende, und ganz entsprechend könnte die Abhängigkeit des genetisch bedingten Musters von

der Entwicklungsgeschwindigkeit darauf beruhen, daß die jeweils sich differenzierenden Federteile mit einer in der gleichen Weise je nach der Entwicklungsgeschwindigkeit abgestuften Schwelle auf einen periodisch aktivierten Faktor reagierten, der die Bildung weißer statt schwarzer Federteile bedingte. Auch hiergegen läßt sich aber noch die Möglichkeit anführen, daß die Musterbildung als solche schon vor der Ausdifferenzierung im Keim determiniert wurde, indem räumlich abwechselnde Maxima und Minima der Fähigkeit zur Produktion einer bestimmten Farbe, etwa weiß gegenüber schwarz festgelegt wurden, und daß die Entwicklungsgeschwindigkeit lediglich als ein zweiter, seinerseits allerdings erst im Augenblick der Differenzierung wirksamer Faktor hinzutritt, welcher nur den Umfang bestimmt, in dem das Weiß beiderseits des Bereichs maximaler Tendenz zur Hervorbringung dieser Farbe realisiert wird. Ein zwingender Beweis dafür, daß die Musterbildung als solche auf einem zeitlichen Rhythmus beruht und daß diese Determination erst zur Zeit der Differenzierung stattfindet, ist also auch hier nicht gegeben.

Zusammenfassend läßt sich über die geschilderten Untersuchungen an der Hühnerfeder sagen, daß bisher wohl noch kein ganz zwingender Beweis vorliegt für die Determination natürlicher Querstreifenmuster auf Grund eines zur Zeit der Federdifferenzierung wirksamen zeitlichen Rhythmus, daß aber andererseits eine Reihe von Beobachtungen und experimentell ermittelten Tatsachen mit der Annahme einer solchen Determinationsweise in gutem Einklang stehen.

Weiterhin lassen sich ganz wie bei der Schneckenschale durch eine Kombination dieses Musterprinzips mit dem weiteren Prinzip einer quer zur Wachstumsrichtung liegenden vorgebildeten Differenzierung auch noch weitere Mustertypen zwanglos erklären. Daß eine solche Differenzierung innerhalb des Federkragens vorkommt, ergab sich bereits bei der Untersuchung der Entwicklungsgeschwindigkeit. Sie hatte hier die Form eines einfachen Gradienten, indem die Wachstums geschwindigkeit von der die Federachse bildenden Seite zu der die Ramusenden bildenden kontinuierlich zunimmt. Eine andere Form der Differenzierung entlang dem Federkragen muß bei den Keimen solcher Federn angenommen werden, die parallel zum Schaft laufende Streifen tragen (Abb. 3m). Entwicklungsphysiologisch ist dieses Muster der typischen Längsstreifung der Heliciden-

schalen zu vergleichen. Schließlich können auch bei den Federn durch eine Kombination der beiden Prinzipien Gitter- bzw. Punktreihenmuster erklärt werden, wie dies HARDESTY (1933) für die Federn des Perlhuhns (Abb. 3n) gezeigt hat. Ganz wie es für die Schnekkenschale angenommen werden mußte, können auch bei derartigen Mustern die äußerlich ganz gleichartig erscheinenden Differenzierungen in der Wachstumsrichtung und senkrecht zu ihr auf zwei ganz verschiedenen Wegen zustande kommen.

Bei manchen gebänderten Federn hat jedoch eine solche Erklärung schon nicht mehr viel Überzeugungskraft. So müßte z. B. für den Federkeim einer Erpfelfeder, wie sie in Abb. 3 o wiedergegeben ist, eine Differenzierung derart angenommen werden, daß die Achsenregion des Kragens einen zeitlichen Rhythmus mit abwechselnden Phasen der Hervorbringung dunkler und heller Partien besäße, während die anschließenden Partien nach einem einmaligen Phasenwechsel dauernd dunkle und schließlich der Rest dauernd helle Ramusteile hervorbringen müßten. Bei Federn mit schräg zur Federachse verlaufenden Binden wie in Abb. 3 p schließlich müßten alle Teile des Kragens zu rhythmischer Tätigkeit disponiert sein, wobei aber die Rhythmen der benachbarten Kragenteile bei gleicher Phasenlänge mehr oder weniger kontinuierlich fortschreitend gegeneinander verschoben wären. Ganz die gleichen Schwierigkeiten kehren auch bei schräggestreiften Schnecken- und Muschelschalen wieder, und hier scheint bisher kaum eine Möglichkeit zu bestehen, der Annahme eines so eigentümlichen Wechsels der Determinationsvorgänge längs einer Linie, des Mantelrandes, zu entgehen. Bei der Feder dagegen ist es durchaus möglich, daß nicht nur eine Querschnittsdetermination in der Ebene vorliegt, in der das Gebilde wächst, sondern daß auch in der Längsrichtung, in der die Differenzierung mit der Zeit fortschreitet, eine Determination stattgefunden hat, bevor die einzelnen Teile in die Differenzierung eintreten. Die in einem Bogen über die Feder verlaufenden Binden brauchten dann nicht in ihren einzelnen Teilen durch ganz heterogene Ursachen entstanden sein, sondern sie könnten in ihrer Gesamtheit determiniert werden durch ein einheitliches Geschehen, das für alle Teile mehr oder weniger gleichzeitig, jedenfalls aber nicht an den zeitlichen Ablauf der Federdifferenzierung gebunden ist. Daß in der Tat eine gewisse Determination der Federanlage nicht nur entlang dem Kragen sondern auch in der Wachstumsrichtung bereits vor dem Auswachsen der Feder vorhanden ist, geht aus dem Ergebnis

von KUHN (1932) hervor, daß ein künstlich um seine Längsachse torquierter Federfollikel nacheinander mehrere Generationen torquierter Federn hervorbringt. Dies Ergebnis zeigt klar, daß in dem federbildenden Gewebe lange vor dem Auswachsen der Feder eine bestimmte Determination, nämlich die der Dorsoventralachse der Feder, bereits in einem Bereich eingetreten ist, der eine gewisse Längserstreckung hat. Damit ist aber natürlich die Möglichkeit gegeben, daß auch bestimmte in der Längsrichtung des Federkeimes sich erstreckende Musterdeterminationen bereits vor dem Auswachsen der Feder vorhanden sind, und daß nur die Realisation des Musters mit der Ausdifferenzierung der Feder zeitlich fortschreitet. Bei den sehr kompliziert gemusterten Schmuckfedern mancher Hühnervögel ist eine solche Annahme wohl überhaupt kaum zu umgehen.

Soweit diese Möglichkeit zutrifft, kommt die Musterbildung auf der Feder nicht durch einen zeitlichen Rhythmus zustande. Es muß sich dann um eine der mannigfachen Formen von Musterbildungen auf einer bereits als Ganzes vorhandenen, höchstens noch durch interkalares Wachstum sich vergrößernden Oberfläche handeln, von denen in den folgenden Abschnitten die Rede sein soll. Die Entstehung derjenigen Federmuster, welche wie die Querstreifung der Plymouth-Rock-Hühner auf einer periodischen Differenzierung in der Längsrichtung beruhen, würden dann vielleicht in Beziehung stehen zu solchen Vorgängen, wie sie etwa der Metamerenbildung in der Embryonalentwicklung der Wirbeltiere und der Artikulaten zugrunde liegen.

3. Rißzeichnungen.

Ein drittes Prinzip der Musterbildung scheint nach neuen Untersuchungen von HIRATA (1935) bei dem Zeichnungsmuster auf der Samenschale mancher Bohnenrassen wirksam zu sein. Hier trägt die Samenschale eine dunkle Fleckung auf hellem Grund, wobei die Zahl, Größe und relative Lage der Flecken stark variiert, die Konturen der sämtlichen Flecken aber sich in zwei gesetzmäßig zueinander und zu der Gestalt des Samens angeordnete Richtungssysteme einfügen (Abb. 4a). Überzieht man nun einen Gummiballon von ähnlicher Form wie die junge Samenanlage mit einem erstarrenden Lack und bringt ihn dann durch Aufblasen zur Ausdehnung, so treten in der festgewordenen Lackschicht Sprünge auf, welche denselben Richtungssystemen folgen. Hier-

aus ergibt sich die Vorstellung, daß die Auszeichnung bestimmter Richtungen in der Samenschale durch das Auftreten von Rissen in den Integumenten zustande kommen könnte, welche in einem bestimmten kritischen Zeitpunkt im Vergleich zu dem unverhältnismäßig stark wachsenden Nucellus im Wachstum zurückbleiben. Natürlich wird so nur der Richtungsverlauf der Fleckkonturen, nicht die Fleckung selbst erklärt. Hierfür nimmt HIRATA an, daß gewisse, zur Pigmentbildung nötige Substanzen in diskreten Elementen zufallsmäßig über die Integumente verteilt werden und sich später bis zu den jeweils nächstgelegenen Rissen ausbreiten. Man könnte auch daran denken, daß die dunklen Schalenpartien ursprünglich die ganze Oberfläche der Samenanlage bildeten, und daß bei ihrer Zerdehnung in den Rissen neues Gewebe entstanden, welches im Gegensatz

zu dem ursprünglichen nicht mehr die Fähigkeit zur Hervorbringung des dunklen Pigmentes hätte. In beiden Fällen beruhte die Musterbildung auf der Herstellung einer Feldgliederung durch das Auftreten von Rissen in einer gespannten Fläche. Als einfachstes Beispiele einer solchen »Rißfelderung« könnte vielleicht die Entstehung der weißen Fetzen der Volva auf dem Hut des Fliegenpilzes dienen.

In diesen Fällen entstehen infolge des Auftretens zahlreicher Risse viele kleine Einzelemente. Bei einer bestimmten, ebenfalls von HIRATA untersuchten Bohnenrasse kommt daneben noch ein anderer Mustertypus vor, indem ein einzelnes großes, einigermaßen gesetzmäßig lokalisiertes Feld im Unterschied von dem Rest der Samenschale gleichmäßig weiß gefärbt ist (Abb. 4b). Schneidet man nun ein Stück Stoff so zu, daß es den nicht von diesem Feld eingenommenen Teil der Oberfläche eines vergrößerten Modells des gemusterten Samens bedeckt, so lassen sich die Ränder des Tuches zu einem geschlossenen Sack von ungefähr der Form zusammenfügen, wie sie die Samenanlage in frühen Entwicklungsstadien besitzt. In diesem Fall kann also die Rißfelderung auf die Entstehung eines einzigen, sich langsam vergrößernden Risses zurückgeführt werden, der durch neu entstehendes, später eine einfache weiße Färbung erhaltendes Gewebe ausgefüllt wird. Für beide Arten der Rißfelderung lassen sich auf Grund eines Studiums



Abb. 4. Zeichnungsmuster in der Samenschale zweier japanischer Bohnenrasse. In a sind die Systeme der von den Fleckkonturen bevorzugten Richtungen eingetragen.
Nach HIRATA.

des Größenwachstums der Samenanlage und ihrer einzelnen Teile auch die mutmaßlichen Zeitpunkte ihrer Entstehung angeben.

Es ist eine interessante Frage, ob und in welchem Umfang dies Prinzip der Rißzeichnung sich auch noch auf andere Fälle mit Erfolg anwenden läßt. HIRATA hat es für die rhythmischen Fellzeichnungen der Säuger versucht, und TERADA schon vorher (1934) für die Scheckung, da er fand, daß die schwarz gefärbten Teile des Felles einer schwarz-weiß gescheckten Katze sich zu einem geschlossenen Sack von solcher Form zusammenfügen lassen, wie sie etwa dem Embryo auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium zukommen mag. Wahrscheinlicher ist es aber doch wohl, daß die Scheckungen der Wirbeltiere einem ganz anderen entwicklungsphysiologischen Typus angehören, und auch für die rhythmischen Zeichnungen scheint eine Zurückführung auf Zerreißungen in der Körperoberfläche der Embryonen reichlich gewagt. Wollte man die Hypothese aber so umformen, daß sie sich unseren Vorstellungen von der Embryonalentwicklung höherer Tiere besser einfügt, so würde sie auf die ältere Hautspannungstheorie von KRIEG zur Erklärung der rhythmischen Sägerzeichnungen hinauslaufen, die später noch zur Sprache kommen soll.

Schließlich hat SÜFFERT (1929) darauf hingewiesen, daß die Elemente gewisser rhythmischer Muster auf dem Schmetterlingsflügel, wenn man sie sich zusammengeschoben denkt, gemeinsam eine einheitliche Fläche bilden würden, und da es auch hier wieder nahe liegt, dieses Muster durch unregelmäßiges Zerreißen einer einheitlichen Fläche entstanden zu denken, hat er für diesen Zeichnungstypus den Begriff der »Rißzeichnung« geprägt. Eine große Schwierigkeit liegt aber in diesem Fall darin, daß bisher keine Struktur in der Entwicklung des Schmetterlingsflügels bekannt ist, die man sich als Träger dieser hypothetischen Zerreißungsvorgänge denken könnte. Einigermaßen gestützt scheint die Annahme der Beteiligung solcher Vorgänge an der Musterbildung bisher wohl nur bei den genannten pflanzlichen Zeichnungsmustern.

4. Ausbreitungsfelder.

Die Felderungen, die in den Zeichnungsmustern der Tiere auftreten, sind vielfach mit der Ausbildung einzelner oder auch mehrerer besonderer Grenzonen zwischen den benachbarten heterogenen Feldarten verbunden. Die Entstehung dieser Grenzmuster ist dann ein sekundärer Musterbildungsvorgang eigener Art, der sich an die Herstellung einer Feldgliederung als primären

Musterbildungsvorgang anschließt. Im einzelnen sollen die Feldgrenzenmuster daher später (S. 202) für sich behandelt werden. Vielfach bilden sie aber das einzige Anzeichen für das Bestehen einer Feldgliederung, da die Verschiedenheit der heterogenen Felder, zwischen denen die Grenzbildung verläuft, sich in ihrem Farbton kaum oder gar nicht ausspricht. Hier muß dann die Grenzmusterbildung auch bei der Analyse der Entstehung der Feldgliederung selbst schon mit herangezogen werden.

Daß in solchen Fällen aus dem Vorhandensein einer linien- oder bindenförmigen Zeichnung auf das Vorliegen einer Feldgliederung geschlossen werden kann, welche ihrerseits erst die Grundlage für die Entstehung der Bindenzeichnung bildet, wurde zuerst an Hand der Veränderungen gezeigt, welche die Flügelzeichnung eines Schmetterlings, der Saturnide *Philosamia cynthis* (Abb. 5a) nach operativen Eingriffen an der Imaginal scheibe der erwachsenen Raupe oder der Flügelanlage der Puppe erfährt (HENKE 1933a). *Cynthia* besitzt auf der Oberseite des Vorderflügels zwei vom Vorderrand zum Hinterrand durchlaufende, symmetrisch zueinander in den Farben Schwarz-Weiß-Rot abschattierte Binden auf olivgrünem Grund, die Proximal- und die Distalbinde. Am Hinterflügel ist statt dieser beiden »Symmetriebinden« ein »Symmetriebogen« ausgebildet. Er läßt sich aus dem Muster des Vorderflügels dadurch ableiten, daß man dessen beide Binden nicht bis zum Vorderrand durchlaufen läßt, sondern innerhalb der Flügelfläche durch einen nach hinten offenen Bogen miteinander verbindet. Andererseits findet sich auf der Unterseite des Vorderflügels nur eine quer über den Flügel ziehende Binde, die nach Lage und Abschattierung der Außenbinde der Oberseite gleicht.

Wird nun bei der erwachsenen Raupe die Imaginalscheibe des Flügels freigelegt und durch Fortschneiden bestimmter Teile verkleinert, so bildet das Bindenmuster des Schmetterlings später nicht etwa ein einfaches Mosaik entsprechend den stehengebliebenen Flügelteilen, sondern es ist in charakteristischer Weise verändert. Hieraus folgt zunächst, daß dieses Muster zur Zeit der Operation noch nicht endgültig determiniert war. Operationen in verschiedenen Entwicklungsstadien zeigen, daß dieser Zustand auch in der jungen Puppe noch anhält. Erst auf späteren Puppenstadien hat eine Operation die typische Mosaikentwicklung des Bindenmusters zur Folge, die auf eine abgeschlossene Musterdetermination zur Zeit der Operation schließen läßt. Weiterhin ist aber die

Form der an dem Bindenmuster erzielten Veränderungen wichtig. Es zeigt sich nämlich, daß die verschiedenen Typen der Bindenzeichnung, die normalerweise auf den verschiedenen Flügelflächen vorliegen, teilweise ineinander übergeführt werden können, während

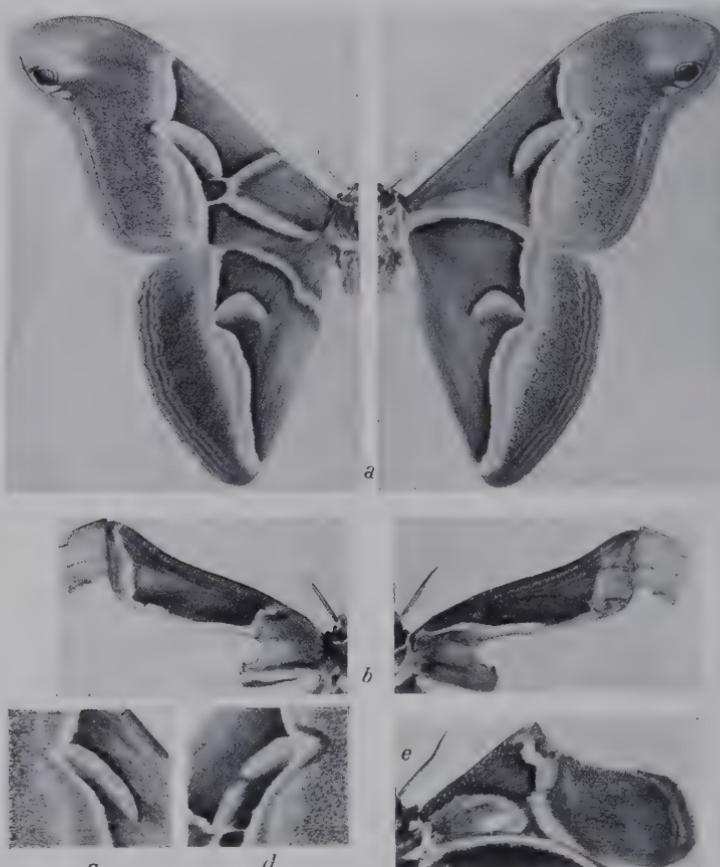


Abb. 5. *Philosamia cynthia* Drury. a normales Zeichnungsmuster, links Ober-, rechts Unterseite; b, e linker Vorderflügel nach Operation an der Imaginal scheibe der Raupe einige Tage vor dem Einspinnen; b links Ober-, rechts Unterseite desselben Flügels, e Unterseite; c, d Discoidaladerozelle nach Operation an der Flügelanlage der jungen Puppe; c Ozellus von der Flügelunterseite, d von der Oberseite eines anderen Tieres. Nach HENKE (1933 a).

andererseits bestimmte Umwandlungen niemals eintreten. Auf der Unterseite des Vorderflügels kann, wie Abb. 5e zeigt, statt einer einzelnen Symmetriebinde ein Bindenpaar, ähnlich dem der Vorderflügeloberseite, gebildet werden. In anderen Fällen entsteht ein Symmetriebogen, der entweder so wie es am Hinter-

flügel der Fall ist, nach dem Hinterrand oder auch nach dem Vorderrand zu offen sein kann. Dieser letzte Fall ist auf der Unterseite des Flügels Abb. 5b verwirklicht. Ferner können auf der Oberseite des Vorderflügels ebenfalls statt zweier durchlaufender Binden Symmetriebögen gebildet werden. Der Flügel Abb. 5b zeigt oberseits zwei solche Symmetriebögen, von denen der eine dem Vorderrand, der andere dem Hinterrand aufsteht. Eine Annäherung an den Mustertypus der Unterseite kommt dagegen nicht vor, und das Muster des Hinterflügels läßt sich weder dem der Vorderflügeloberseite, noch dem seiner Unterseite angleichen. Es sind also Veränderungen immer nur in einer bestimmten Richtung möglich, und zwar sind die möglichen Veränderungen sämtlich von der Art, daß der Abschluß eines mittleren Flügelfeldes durch die Bindenzeichnung im Vergleich zu dem für die betreffende Flügelfläche normalen Zustand weiter vervollständigt wird. Dies beruht darauf, daß dieses mittlere Flügelfeld, das Zentraffeld, wenn es von einem Defekt berührt wird, sich durch die Bildung einer Symmetriebinde als Randzone gegen ihn abgrenzt. Auf der Unterseite des Vorderflügels reicht es normalerweise bis zur Flügelwurzel, so daß eine der Proximalbinde der Oberseite entsprechende zweite Querbinde fehlt. Durch einen Defekt, wie er bei dem Flügel Abb. 5e gesetzt wurde, wird es aber verkleinert, so daß nun innerhalb der Flügelfläche noch eine innere Symmetriebinde zur Ausbildung kommt. Auf ganz entsprechende Weise kommen auch die Symmetriebögen des Vorderflügels zustande. Dies Verhalten der Symmetriebinden läßt deutlich erkennen, daß sie entwicklungsphysiologisch Grenzbildungen an der Peripherie des Zentraffeldes darstellen.

Versuche von KÜHN und v. ENGELHARDT (1933) an der Mehlmotte gewähren nun einen Einblick in die Determination dieses Feldes selbst, an dessen Peripherie die Symmetriebinden als Grenzmusterbildungen entstehen. Das Bindenmuster auf der Vorderflügeloberseite ist bei der Mehlmotte (Abb. 16b, S. 223) im wesentlichen ebenso gebaut wie bei *cynthia*. In jeder der beiden Binden schließen zwei dunkle, in diesem Fall schwarze Zonen eine weiße zwischen sich ein. Der Untergrund des Flügels, also das zwischen den Symmetriebinden gelegene Zentraffeld und das außerhalb gelegene Umfeld, zeigen ein gleichmäßiges Grau. Ihre Verschiedenwertigkeit tritt also im typischen Fall gar nicht hervor, kann aber unter dem Einfluß gewisser, schon früher von

WHITING (1919) beschriebenen Gene sowie nach den neuen Untersuchungen von STROHL und KÖHLER (1934) nach Behandlung junger Puppen mit Kohlensäure an einer auch die Farbe beeinflussenden Verschiedenheit der Schuppendifferenzierung sichtbar werden. Einfacher als das Symmetriemuster der wildfarbenen Formen ist das einer bestimmten, als »schwarzschuppig« bezeichneten Mendelrasse, bei der nur die weißen Kernzonen der Symmetriebinden sich von einem einfarbig schwarzen Untergrund abheben. KÜHN und v. ENGELHARDT fanden nun, daß der von den weißen Binden und dem Zentralfeld bedeckte Bereich, den sie



Abb. 6. Änderungen am Symmetriefeld der Mehlmorelle nach Setzung von Brenndefekten. a-d verschiedene Grade der allgemeinen Ausbreitungshemmung nach Brennung im Puppenalter von 2 bis 3 Tagen; f-i verschiedene Formen rein örtlicher Ausbreitungshemmung nach Brennung am 1. Puppentag. Schwarz Symmetriefeld, weiß Umfeld, punktiert die Defektstelle. e Normales Symmetriefeld. k Schema des Ausbreitungsvorganges, durch den das Symmetriefeld determiniert wird. Die Zeichnungen stellen den nach der Ausfärbung aus der Puppenhülle präparierten Puppenflügel dar. Schematisch, im Anschluß an KÜHN und v. ENGELHARDT.

im ganzen als »Symmetriefeld« bezeichneten, durch Anbringung von Brenndefekten an der Flügelanlage der jungen Puppe nach Gestalt und Ausdehnung verändert werden kann, ähnlich wie es bei der Symmetriezzeichnung von *cynthia* durch operativen Eingriff an der Larve oder Puppe erreicht wurde. Durch Ausführung der Versuche an einem großen, nach Altersklassen geordneten Material ließ sich aber nun feststellen, daß die erzielte Wirkung je nach dem Alter der Puppen zur Zeit der Behandlung verschieden ist. Wird der Defekt bei 48 bis 60 Stunden alten Puppen gesetzt, so hat er eine Verkleinerung des Symmetriefeldes von wechselndem Ausmaß zur Folge, und zwar lassen sich die in verschiedenem Grade verkleinerten Symmetriefelder in eine Reihe zunehmender Größe ordnen, welche die Vorstellung einer Reihe aufeinanderfolgender Stadien einer von zwei Zentren am Vorder- und Hinterrand des Flügels aus fortschreitenden Ausbreitung erweckt (Abb. 6a—e). Die Wirkung auf die Ausdehnung des Symmetriefeldes ist dabei völlig unabhängig von der Stelle, an der der Reiz gesetzt wurde, insbesondere kann der Brennedefekt sowohl innerhalb des verkleinerten Symmetriefeldes wie außerhalb von ihm an einer beliebigen Stelle des Umfeldes liegen. Wird dagegen der Brennedefekt in einem früheren Zeitpunkt, bei

0 bis 36 Stunden alten Puppen gesetzt, so entsteht ein anderes Bild. Defekte im präsumptiven Umfeld haben überhaupt keine Wirkung, und die ins präsumptive Symmetriefeld fallenden bewirken statt einer Gesamtverkleinerung des Symmetriefeldes lediglich eine örtliche Reaktion derart, daß die defekte Stelle durch ein Ausweichen des Symmetriefeldrandes nach dem Inneren des Feldes zu dem nächstgelegenen Umfeldgebiet zugeteilt wird (Abb. 6 f—h). Bei einer bestimmten Lage des Defektes kann auch hier eine Zerteilung des Symmetriefeldes in eine vordere und eine hintere Hälfte entstehen, doch erreichen dabei die Symmetriebinden im ganzen trotzdem ihren normalen Ort (Abb. 6 i). Jetzt verhält sich also das Symmetriefeld so, als bildete die Defektstelle eine örtlich begrenzte Schranke, die es bei seiner Ausbreitung von seinen an den Flügelrändern gelegenen Ausbreitungszentren aus nicht überschreiten kann. Hält man die verschiedenen Versuchsergebnisse bei früher und bei später Reizung zusammen, so ergibt sich das Resultat, daß in der 48 bis 60 Stunden alten Puppe ein zur Festlegung des Symmetriefeldes führender Ausbreitungsvorgang stattfindet, welcher durch schon früher gesetzte Defekte nicht im ganzen gestört, sondern nur örtlich beschränkt, durch einen während seines Verlaufs wirkenden Reiz dagegen, gleichgültig wo er angreift, in dem gerade erreichten Stadium aufgehalten wird (Abb. 6 k). So ist es begreiflich, daß der Ort des Defektes nur bei früher, aber nicht bei später Defektsetzung eine Rolle spielt. Diese Form der Feldbildung, welche in der Schmetterlingszeichnung eine große Bedeutung hat, kann als die Bildung von Ausbreitungsfeldern bezeichnet werden. Die Frage nach der Natur und dem Antrieb des hier zugrunde liegenden Ausbreitungsvorganges ist noch ungelöst. Nur so viel läßt sich sagen, daß er nicht unmittelbar mit der Pigmentierung zusammenhängt, da mit den Unterschieden der Schuppenfarbe, auf denen das sinnfällige Muster beruht, bei der Mehlmotte stets auch Unterschiede der Form und Struktur der Schuppen verknüpft sind. Es handelt sich also hier bei der Musterbildung stets um die Determination bestimmter Farbformtypen von Schuppen (KÜHN und HENKE 1932).

Nach dem Umriß der einzelnen Felder zu urteilen, liegt die Annahme nahe, daß auch die polyzentrischen Platten-scheckungen der domestizierten Wirbeltiere, bei denen an Stelle von Einfarbigkeit eine beschränkte Anzahl von mehr oder weniger unregelmäßig begrenzten, aber an bestimmten

Körperstellen lokalisierten dunklen Feldern auf hellem Grund auftreten, ihrer Entstehung nach Ausbreitungsfelder darstellen. In Abb. 7a und f sind als Beispiel für die Taube und das Pferd die verschiedenen charakteristischen Farbfelder, die bei den beiden Arten auftreten können, schematisch dargestellt. Bei zunehmender Rückbildung der pigmentierten Areale zieht die Färbung sich hier auf innerhalb der einzelnen Felder gelegene Zentren zurück,



Abb. 7 a—e. Polyzentrische Scheckungsfelder bei der Taube, a Schema der vorkommenden Farbfelder. b und c, d und e paarweise komplementär gescheckte Zuchtrassen der Haustaube; b Weißschnuppe; c Schnippentaube; d Lahore-Taube; e Kalpotia-Taube.
Nach O. und J. KUHN (1926).



Abb. 7 f—k. Polyzentrische Scheckungsfelder beim Pferd, f Schema der vorkommenden Farbfelder. g und h, i und k paarweise weitgehend komplementär gescheckte Individuen aus einem stark gemischten Material. Nach HENKE (1933 c).

und schließlich fallen einzelne oder alle Felder ganz aus. Charakteristisch für diese polyzentrischen Felderungen ist die relative Unabhängigkeit der einzelnen Felder voneinander. So beruhen, wie O. und J. KUHN (1926) gezeigt haben, die Zeichnungsunterschiede zwischen den zahlreichen verschiedenen Zuchtrassen der Haustaube teilweise darauf, daß nahezu jedes der Farbfelder allein oder in beliebiger Kombination mit einem oder mehreren anderen ausfallen bzw. bei Ausfall der anderen erhalten bleiben kann. Dadurch entstehen auf erblicher Grundlage sehr verschiedene Scheckungstypen, die z. T. paarweise komplementär zueinander gezeichnet sind, indem der eine Typus in denselben Körperregionen ausgefärbt ist, die bei dem anderen weiß sind und umgekehrt. Als Beispiel sind in Abb. 7b—e zwei solcher Rassenpaare dargestellt. In der folgenden Aufstellung, in der die vier Rassen mit den in der Abbildung benutzten Buchstaben bezeichnet sind, bedeutet ein + das Vorhandensein, ein — Zeichen den Ausfall des betreffenden Farbfeldes. Wie man sieht, entspricht für jedes Paar dem Vorhandensein eines Feldes bei der einen Rasse sein Fehlen bei der anderen.

Für das Pferd fand KLEMOLA (1930), daß zwei genetisch verschiedene Zeichnungstypen vorkommen, ein dominanter und ein rezessiver, die sich zwar nicht vollständig, aber doch sehr weitgehend komplementär verhalten, und ähnlich ist es auch bei den beiden zweifellos ebenfalls genetisch verschiedenen Scheckungstypen, die KRIEG (1926) bei den von ihm untersuchten argentinischen Pferden unterscheiden konnte. In Abb. 7g–k sind aus einem stark gemischten Material einige charakteristisch verschiedene Repräsentanten wiedergegeben (HENKE 1933c). Die folgende Zusammenstellung zeigt, daß die beiden Typen g und h ähnlich wie die vorhin verglichenen Taubenrassen im Vorhandensein oder Fehlen der einzelnen Farbfelder weitgehend komplementär sind. Nur die Felder an Nacken, Hals und Unterkiefer sind in beiden Fällen vorhanden. Der Hauptunterschied der beiden Typen besteht darin, daß im einen Fall nur die in der Mittellinie des Körpers und auf den Beinen liegenden Farbfelder ausgefärbt sind, im anderen Fall dagegen hauptsächlich die den Körperseiten angehörigen. Bei i und k sind Vorder- und Hinterkörper komplementär verschieden gefärbt. Hier besteht aber der Unterschied der beiden Individuen nicht so sehr darin, daß verschiedene Farbfelder ganz ausgefallen sind, sondern wesentlich in der verschiedenen Größe der ausgefärbten Areale. In der folgenden Zusammenstellung ist dies dadurch kenntlich gemacht, daß die ausgefärbten Felder je nach ihrer Größe mit einem oder zwei + Zeichen bezeichnet sind.

Es ist wahrscheinlich, wenn auch bei diesem unanalysierten Material nicht mit Sicherheit anzugeben, daß bei diesen individuellen Unterschieden genetische Verschiedenheiten mit beteiligt sind. Eine entwicklungsphysiologische Unabhängigkeit der einzelnen Farbfelder würde aber natürlich auch dann bestehen, wenn es sich hier nur um Unterschiede innerhalb der bei ein und demselben Genotypus vorkommenden Modifikationsbreite handelte.

Feldbildungen ähnlicher Art wie die hier geschilderten Farbfelder, welche auch ähnliche entwicklungsphysiologische Probleme bieten, sind z. B. die Federfluren in der Befiederung der Vögel. Es ist interessant, daß diese letzteren nach neueren Untersuchungen in mehrfacher Hinsicht Anzeichen für eine zentrische Struktur zeigen. Nach HOLMES (1935) entsteht in der Embryonalentwicklung des Huhnes im allgemeinen zuerst eine Anzahl im Inneren der einzelnen späteren Federfluren gelegener Federbälge, und von hier schreitet die Federbildung nach den verschiedenen Richtungen fort. Nach JUHN und FRAPS (1934) verhalten sich innerhalb der einzelnen Federfluren, auch der nicht die Körpermediane einschließenden, die Federn beiderseits der Reihe der zuerst entstandenen in ihrer Struktur spiegelbildlich zueinander, und nach der Deutung, die HOLMES auf Grund ihrer Befunde früheren Ergebnissen von LANDAUER (1930) geben kann, gilt dasselbe auch für die Farbzeichnung der Einzelfelder. Diese Verhältnisse sprechen dafür, daß bei der Determination der Federentwicklung in den Federfluren Ausbreitungsfelder eine Rolle spielen. Da nun O. und J. KUHN fanden, daß bei der Taube Federfluren und Scheckungsfelder nach Lage und Ausdehnung teilweise übereinstimmen, ist es nicht unwahrscheinlich, daß ähnliche oder z. T. vielleicht auch die gleichen Ausbreitungsvorgänge die Determination der Farbbildung in den Scheckungsfeldern bewirken. Die Zentren, auf die die Pigmentierung sich hier bei starker Rückbildung zurückzieht, hätten dann, entwicklungsphysiologisch gesehen, die Bedeutung von Ausbreitungszentren, von denen im Normalfall bis zu gegenseitiger Überschneidung fortschreitende, die Farbbildung determinierende Felder ihren Ausgang nehmen.

Wie bei den Ausbreitungsfeldern, die das Symmetriemuster der Schmetterlinge bedingen, ist es auch hier noch nicht möglich, eine bestimmte Angabe über die Natur der angenommenen Ausbreitungsprozesse zu machen. Die nächstliegende Vorstellung ist wohl immer die, daß eine Determinationswirkung von einem bestimmten Stoff ausgeht. Der Ausbreitungsvorgang könnte

dann entweder in der Diffusion dieses Stoffes mit ständigem Nachschub von dem Ausbreitungszentrum her bestehen, oder in dem zeitlichen Fortschreiten eines in dem Ausbreitungszentrum lediglich beginnenden Vorganges, etwa einer chemischen Reaktion oder einer Fällung, durch welche der Stoff überall an den Stellen seiner Wirksamkeit erst entsteht. Für die erste Vorstellung, die sich als Arbeitshypothese im Fall der Symmetriemuster auf dem Schmetterlingsflügel vielleicht annehmen ließe, liegt bei den Scheckungen eine gewisse Schwierigkeit darin, daß bei manchen domestizierten Säugern verschieden gemusterte Rassen vorkommen, welche alle Übergänge von typischen großfeldrigen Plattscheckungen bis zu feinen Sprenkelungen bilden. Die Annahme eines eigenen Diffusionszentrums für jeden einzelnen Sprenkelfleck scheint aber etwas gewagt. Andererseits hat KÜSTER (1926) pflanzliche Muster aus einzelnen großen Feldern und vielgliedrige Sprenkelungen vom Standpunkt der zweiten Vorstellung aus zwanglos gemeinsam behandeln können. Er wies darauf hin, daß die Entscheidung darüber, ob ein Kristallisat- oder Reaktionsprodukt in einem System in homogener Verteilung oder an einer örtlich umgrenzten Stelle oder schließlich an vielen räumlich getrennten Punkten entsteht, davon abhängt, wie die in dem betreffenden System jeweils herrschenden Bedingungen für eine Keimwirkung beschaffen sind. Im Fall der Scheckungen wäre es sehr wohl denkbar, daß eine Keimbildung des eine Dunkelfärbung determinierenden Stoffes unter dem Einfluß zufällig verstreuter Inhomogenitäten des Substrates einmal nur in bestimmten morphologisch festgelegten Regionen, den Rückzugszentren der Plattscheckungen möglich wäre, ein andermal aber hier nur mit einer gewissen Bevorzugung oder schließlich überall gleich häufig einträte.

Es ist interessant, daß auch bei den Insekten polyzentrische Farbfelderungen mit relativ unabhängigen Einzelfeldern vorkommen, ohne daß hier eine Beziehung der Lage der einzelnen Felder zu bestimmten morphologisch deutlich ausgezeichneten Körperregionen vorhanden zu sein brauchte. So fand TENENBAUM (1933), daß bei der Coccinellide *Epilachna chrysomelina* Rassen vorkommen, bei denen bald der eine, bald der andere von den sechs hell geränderten Elythrenflecken oder auch verschiedene Kombinationen von zwei oder drei Flecken in verschiedenen Beziehungen, nach Lage, Größe oder Gestalt abgeändert sein können, während die übrigen Flecken normal ausgebildet sind. Geht man z. B. bei

den acht in Abb. 8 dargestellten genetisch verschiedenen Typen von a aus, so findet man bei b und c eine Streckung des mittleren Fleckes in der inneren dreifleckigen Längsreihe, wobei seine Längsachse verschiedene Richtungen annimmt. Bei d ist der hinten anschließende Fleck gegenüber der Ausgangsform in seiner Stellung verändert. Bei e sind beide bisher genannten Flecken verändert, und zwar so, daß sie zur Verschmelzung miteinander neigen. Bei f und g sind beide Flecken und auch der mittlere in der äußeren Querreihe stark verkleinert, wobei aber insofern

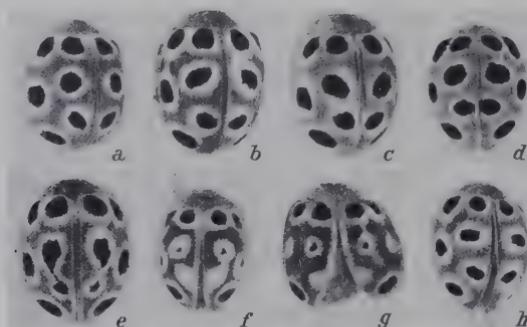


Abb. 8. *Egilachna chrysomelina* F., verschiedene erbliche Varianten des Zeichnungsmusters.
Nach TENENBAUM.

ein Unterschied besteht, als bei f der innere, bei g der äußere der beiden vorderen Flecken der betroffenen Dreiergruppe stärker verkleinert ist. Schließlich sind bei h alle Flecken gleichmäßig gegenüber der Ausgangsform verkleinert. Auch hier liegt also eine polyzentrische Felderung mit relativer Unabhängigkeit der Einzelfelder vor. Diese Selbständigkeit der Einzelemente trennt die hier behandelten polyzentrischen Felderungen deutlich von den rhythmischen Mustern, die weiter unten zur Sprache kommen sollen.

Es ist wohl sehr wahrscheinlich, daß Felderungen von ähnlichem Formtypus wie die Scheckungsfelder, die vielleicht zum Teil ebenfalls auf Ausbreitungsvorgängen beruhen, in der Primitiventwicklung eine ganz bedeutende Rolle spielen.

5. Feldgrenzenmuster.

Die Ausbildung besonderer Farbdifferenzierungen auf der Grenze zweier heterogener Felder findet sich häufig sowohl bei rhythmischen Zeichnungsmustern, wie auch bei den im vorigen Abschnitt behandelten Felderungen. Bei den rhythmischen

Mustern ist ihre Entstehung aber noch kaum untersucht. Ihrem Bau und ihrer Entwicklung nach am besten bekannt sind heute die Grenzmuster der großgliederigen Felderungen auf dem Schmetterlingsflügel.

Zunächst bot die aus den Experimenten an *cynthia* abgeleitete Deutung der Symmetriebinden als Feldgrenzenmuster die Möglichkeit, wenigstens einen Teil der Erscheinungen, welche SÜFFERT zur Aufstellung seines »Symmetrieprinzips der Schmetterlingszeichnung« veranlaßten, entwicklungsphysiologisch verständlich

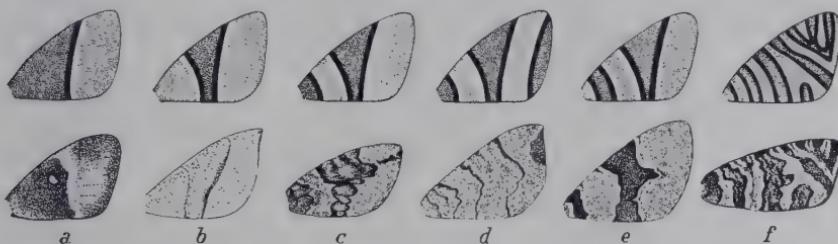


Abb. 9. Verschiedene Typen zentraler Symmetriesysteme auf der Vorderflügeloberseite von Schmetterlingen. a) halbes Symmetriesystem bei *Lasiocampa quercus* L.; b) Zweibindentypus bei *Metrocampa marginalata* L.; c) Zweikerniger Typus mit halbem Wurzelkern bei *Larentia juniperata* L.; d) zweikerniger Typus bei *Lygris testata* L.; e) zweikerniger Typus mit ganzem Wurzelkern bei *Larentia sagittata* Fabr.; f) zahlreiche Zentralfelder bei *Argyroploce rivulana* Sc. Nach HENKE (1933 b).

zu machen (HENKE 1933 b). SÜFFERT unterschied in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge Fälle primärer, sekundärer und tertiärer Symmetrie. In Abb. 9 sind nun eine Anzahl verschiedener Symmetriemuster bei Schmetterlingen zusammengestellt, an denen die Erscheinungen der primären und der sekundären Symmetrie sowie verschiedene Abwandlungen ihres Auftretens darauf zurückgeführt werden können, daß die Bindenzeichnungen, welche Träger dieser Symmetriebeziehungen sind, Feldgrenzenmuster darstellen, und daß die diesen Grenzmusterbildungen zugrunde liegende Feldgliederung in Zentral- und Umfelder in verschiedenen Formen auftreten kann. In Abb. 9a ist nur eine Grenze zwischen dem basal gelegenen Zentralfeld und dem distal gelegenen Umfeld vorhanden, wie auf der Unterseite des Vorderflügels von *cynthia*. In b tritt nun, wie auf der Vorderflügeloberseite von *cynthia*, ein Umfeldbereich im Gebiet der Flügelwurzel und damit auch eine zweite Feldgrenzenbinde hinzu, die zu der ersten symmetrisch gelegen ist. Außer dieser primären Symmetrie besteht auch noch eine sekundäre, wenn wie in Abb. 9c noch ein zweites Feld vom Typus des Zentralfeldes vorhanden ist,

denn jetzt sind außer den einander gegenüberliegenden Rändern des Zentraffeldes in der Flügelmitte oder »Zentralkerns«, die im Verhältnis primärer Symmetrie zueinander stehen, auch die einander zugekehrten Ränder des Zentralkerns und des zweiten gleichartigen Feldes, des »Wurzelkerns« symmetrisch zueinander. Der ganz andere Charakter dieser sekundären Symmetrie gegenüber der primären ist ohne weiteres deutlich. Tritt wie in Abb. 9d auch noch ein »Außenkern« im Außenteil des Flügels auf, so sind außer der primären Symmetriearchse in der Flügelmitte zwei sekundäre Symmetriearchsen vorhanden. Bei einer Feldgliederung wie in Abb. 9e schließlich kann man von zwei primären und einer sekundären Symmetriearchse sprechen. Alle diese verschiedenen Typen von Mustern stellen Sonderfälle eines besonders bei Kleinschmetterlingen verbreiteten allgemeinen Verhaltens dar, bei dem der Flügel in eine größere Anzahl von Zentral- und Umfeldern aufgeteilt ist. Bei der als Beispiel für diesen Fall in Abb. 9f dargestellten *Tortricide* und ebenso bei der Geometride Abb. 9e ist der Unterschied von Zentral- und Umfeld auch durch den Farbton der beiden Felder ohne weiteres deutlich. Häufig aber, wie bei *cynthia*, der Mehlmotte oder der Geometride Abb. 9b tritt die dem Muster zugrunde liegende Felderung infolge der Ähnlichkeit oder selbst Gleichheit im Farbton der heterogenen Felder ganz zurück, und als die eigentlich musterbildenden Elemente erscheinen nur die als Linien oder Binden wirkenden Grenzonen.

Während also die primäre und die sekundäre Symmetrie gleichermaßen auf der Gliederung der Flügelfläche in Zentral- und Umfelder beruhen, dürfte der tertiären Symmetrie SÜFFERTS ein ganz anderes entwicklungsphysiologisches Phänomen zugrunde liegen. Formal läßt sich die tertiäre Symmetrie aus einem Fall mit primärer und sekundärer Symmetrie wie z. B. Abb. 9d dadurch ableiten, daß man die Grenzonen zwischen Zentral- und Umfeldern, die in dem Schema schwarz-weiß abschattiert sind, in sich symmetrisch aufgebaut denkt, z. B. in der Farbfolge schwarz-weiß-schwarz. Ein solcher Aufbau der Grenzbildung zwischen zwei heterogenen Feldern würde eine besondere Erklärung erfordern. Man könnte sich aber wohl einen Mechanismus vorstellen, durch den eine Grenzbildung ihrerseits den Charakter eines Feldes mit eigenen einander gegenüberliegenden und damit zueinander symmetrischen Randbildungen erhält.

Nach der bisherigen Betrachtung ist nun der zentrische Charakter der aus den Zentralfeldern und ihren Rändern bestehenden Muster noch unvollständig, insofern als die Zentralfelder an den Flügelrändern, an denen sie freilich auch nicht an Umfelder stoßen, nicht von Symmetriebinden eingefaßt sind, sondern scheinbar offen enden. Daß aber auch diese Durchbrechung des Prinzips des zentralischen Aufbaues der Symmetriebindenmuster nur scheinbar ist, zeigte sich zuerst an dem Muster von *Philosamia cynthia* (HENKE 1933b). Hier besitzt der Hinterflügel unterseits einen ähnlichen, nur weiter geöffneten Symmetriebogen wie auf der Oberseite (Abb. 5a S. 194). Die der Distalbinde entsprechenden Teile der beiden Symmetriebögen stoßen an derselben Stelle auf den hinteren Flügelrand, so daß der eine die unmittelbare Fortsetzung des anderen bildet. Dagegen erstreckt sich der Symmetriebogen der Unterseite in proximaler Richtung weiter als der der Oberseite, indem er bis zur Flügelwurzel reicht. Bei genauerer Betrachtung bemerkte man nun aber, daß die Randbildung des Zentralfeldes hier nicht endet, sondern daß ihre mittlere weiße Zone am Hinterrand des Flügels entlang sich in distaler Richtung fortsetzt bis zu der Stelle, an der der innere Teil des Symmetriebogens der Oberseite auf den Flügelrand stößt. Diese weiße Linie am Flügelrand läßt sich als mittlere Zone einer Symmetriebinde auffassen, der nur die schwarze und die rote Begleitzone fehlen, wie das auch sonst gelegentlich in gewissen Flügelteilen vorkommen kann. Durch sie werden die Symmetriebögen der beiden Seiten des Hinterflügels zu einem einzigen fortlaufenden Linienzug ergänzt, der ein um den Hinterrand des Flügels herumgeschlagenes, einheitlich über Ober- und Unterseite sich ausdehnendes Zentralfeld umschließt (Abb. 10). Der zentrische Aufbau des Gesamtmusters aus Symmetriebinden und Zentralfeld ist also nur bei isolierter Betrachtung einer Flügelseite unvollkommen, er wird aber vollkommen, sobald man berücksichtigt, daß der Flügel in Wahrheit nicht einem Blatt Papier verglichen werden kann, dessen beide Seiten unabhängig voneinander beschrieben werden können, sondern daß er ein körperliches Gebilde mit einer einheitlichen, um die Flügelräder herum sich fortsetzenden Epitheloberfläche darstellt. Überträgt man diese Vorstellung auf den Vorderflügel, so ergibt sich das Bild einer manschettenartigen Umfassung des Flügels durch ein einziges in sich zurücklaufendes Zentralfeld, das jedoch in der Mitte der Oberseite, wo es seine schmalste Stelle

hat, leicht durchgeschnürt wird. In dem Schema Abb. 10 ist dieser bei gewissen Varianten von *cynthia* vorkommende Fall zugrunde gelegt, weil er die Beziehung zwischen Ober- und Unterseitenmuster besonders deutlich erkennen läßt. Die Oberseite trägt hier zwei scheinbar getrennte, in Wahrheit aber über die Unterseite in Verbindung stehende Zentraffelder. Durch diese Auffassung rückt die von KÜHN und v. ENGELHARDT festgestellte

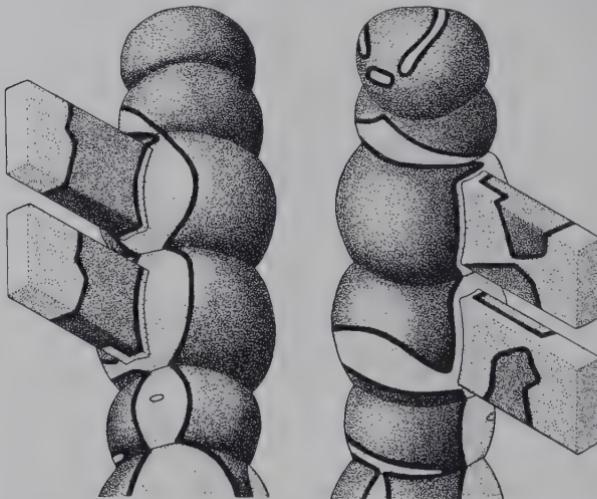


Abb. 10. Plastisches Modell zur Veranschaulichung der Anordnung der Symmetriezeichnung am Rumpf und auf den Flügeln bei *Philosamia cynthia*. Rechts Ansicht von oben und vorn, links Ansicht von unten und hinten. Zentraffelder dunkel, Umfelder hell, Symmetriebinden schwarz. Nach HENKE (1933 b).

Ausbreitung des Symmetriefeldes auf der Vorderflügeloberseite der Mehlmotte von zwei am Vorder- und Hinterrand des Flügels gelegenen Zentren aus in ein neues Licht. Es ergibt sich die von den Untersuchern bereits dargelegte und ihrem Schema des Ausbreitungsvorganges zugrunde gelegte Wahrscheinlichkeit, daß die Ausbreitung auf der Unterseite beginnt und mit Erreichen der Flügelränder auf die Oberseite übertritt (s. o. S. 196, Abb. 6k). Eine nähere Prüfung dieser Frage ist bei der Mehlotte erschwert durch die Tatsache, daß auf der Unterseite ein Muster nur auf einem Teil des Flügels und auch hier nur schlecht sichtbar ausgebildet ist. Aus dem Umstand, daß überhaupt ein Stück eines Bindenmusters auf der Unterseite erkennbar ist, läßt sich schließen, daß auf dem Rest der Flügelfläche lediglich die Ausdifferenzierung des Musters unterdrückt wird, während die Herstellung der Feld-

gliederung, welche der Bildung des Bindenmusters zugrunde liegt, in normaler Weise vor sich gehen dürfte.

Bei *cynthia* wäre längs dem Wurzelteil des Vorderflügelvorderrandes eine ähnliche weiße Zone wie am Hinterrand des Hinterflügels zu erwarten, wenn man auch hier ein mit einer allseitig geschlossenen Einfassung versehenes, unterseits bis zur Flügelwurzel reichendes Zentraffeld annimmt, während am Hinterrand die Proximalbinde bereits innerhalb der oberen Flügelfläche zur Flügelwurzel verläuft. Daß diese weiße Zone am Vorderrand hier nicht sichtbar differenziert ist, fügt sich jedoch zwanglos einer sonst in der Schmetterlingszeichnung verbreiteten Erscheinung ein. Sehr häufig besteht eine Querbinde, wie z. B. die Proximalbinde von *Telea polyphemus* in Abb. 20a (S. 233), aus zwei oder mehreren in der Längsrichtung des Flügels gegeneinander verschobenen Teilstücken. Eine solche Zerlegung der Querbinden, die SÜFFERT mit einem glücklichen geologischen Vergleich als Verwerfung bezeichnet hat, tritt mit Vorliebe an den Längsadern ein. Sie kann aber auch am Flügelrand stattfinden, wobei dann in günstigen Fällen wie am Hinterflügel von *cynthia* eine in der Längsrichtung des Flügels laufende Verbindung zwischen den Teilstücken erhalten bleiben kann, während sie in den meisten Fällen fehlt, wie es auch bei Verwerfungen an Längsadern sehr häufig ist.

Feldgliederungen der gleichen Art, wie sie die Symmetriebindenzeichnung des Flügels bedingen, liegen auch der Rumpfzeichnung der Saturniden zugrunde (HENKE 1933b). Soweit die Flügelzeichnung von den Symmetriebinden bestritten wird, bildet sie also nur einen Ausschnitt aus der allgemeinen Körperzeichnung, die auf Grund der Gliederung der Körperoberfläche in Zentral- und Umfelder entsteht und sich vom Rumpf auf die Flügel fortsetzt. Für *cynthia* ist diese Beziehung in Abb. 10 schematisch wiedergegeben. Auch der Typus der Grenzmusterbildungen ist nicht selten am Rumpf ganz der gleiche wie auf den Flügeln. In anderen Fällen kann aber auch das Symmetriemuster der Flügel nach Farben- und Zonenanzahl reicher ausgebildet sein.

Eine besondere Frage hinsichtlich der Determination des Symmetriemusters auf Grund eines Ausbreitungsvorganges ist die, wodurch der Ort der Symmetriebinden auf der gemusterten Fläche bestimmt wird. Die Linie, bis zu der das Ausbreitungsfeld vordringt, kann entweder dadurch bedingt sein, daß seine Ausbreitungsfähigkeit begrenzt ist und sich all-

mählich erschöpft, oder dadurch, daß der Ausbreitung durch besondere Strukturen im Epithel Schranken gesetzt sind. Es könnten auch im einzelnen Fall beide Faktoren in gleichem Sinne wirken. Neue noch unveröffentlichte Untersuchungen von KÜHN und HENKE über die Abhängigkeit des Grades der Ausbreitung des Symmetriefeldes bei der Mehlmotte von inneren und äußeren Faktoren geben nun einen Hinweis darauf, daß die Flügelanlage der Puppe durch den Ausbreitungsvorgang tatsächlich nicht überall gleich leicht durchschritten wird, sondern daß eine Differenzierung in Zonen größeren und kleineren Ausbreitungswiderstandes vorhanden ist. Der Ausbreitungsgrad, der auf dem Flügel



Abb. 11. Änderungen der Symmetriefeldgröße durch Gene und Reizung mit erhöhter Temperatur. a normales Symmetriefeld; b, c verkleinertes Symmetriefeld, b durch den Faktor *Sy*, c durch späte Puppenreizung (2.—3. Puppentag); d, e vergrößertes Symmetriefeld, d durch den Faktor *Syb*, e durch frühe Puppenreizung (1. Puppentag). f—i additive Wirkung von Genen und Reizung; f Kombination von *Sy* und *Syb*, g von *Sy* und später, h von *Sy* und früher Puppenreizung, i von *Syb* und später Puppenreizung; k keine additive Wirkung der Kombination von *Syb* und früher Puppenreizung. Schematisch, nach unveröffentlichten Untersuchungen von KÜHN und HENKE.

erreicht wird, läßt sich durch Temperaturreize, die auf die Puppe einwirken, verändern, und hängt außerdem von bestimmten Erbfaktoren ab. Ein Faktor, *Sy*, der homozygot letal wirkt, hat in heterozygotem Zustand die Folge, daß die Symmetriebinden nicht bis zu ihrem normalen Ort (Abb. 11a) vorgeschoben werden, sondern ein verkleinertes Zentraffeld einfassen (Abb. 11b). Dieselbe Wirkung läßt sich, wie die Versuche von KÜHN und v. ENGELHARDT zeigten, auch durch einen in die Zeit des Ausbreitungsvorganges fallenden Brennfehler am Flügel erzielen, und außerdem kann sie durch Reizung des ganzen Tieres mit vorübergehend einwirkender stark erhöhter Temperatur in diesem Zeitraum ausgelöst werden (c). Ferner bewirkt ein Faktor *Syb* eine weitere Ausdehnung des Symmetriefeldes als im Normalfall (d), und ebenso wirkt eine Hitzereizung ganz junger Puppen, bei denen der Ausbreitungsvorgang noch nicht begonnen hat (e). Betrachtet man nun zunächst die auf verschiedenen Wegen erzielten Symmetriefeldverkleinerungen, so kann jede dieser Wirkungen grundsätzlich natürlich ebensowohl auf einer Schwächung des Ausbreitungsantriebs wie auf einer allgemeinen Erhöhung des Widerstandes in dem Ausbreitungssubstrat beruhen. Diese Frage

braucht hier nicht entschieden zu werden. Wichtig ist aber die Feststellung, daß, obgleich grundsätzlich alle Grade der Zentralfeldverkleinerung möglich sind, doch sowohl bei Anwesenheit des Faktors *Sy*, wie bei Temperaturreizung übereinstimmend ein bestimmter Verkleinerungsgrad bevorzugt ist, und daß die gleiche Lage der Symmetriebinden auch bei einer Unterbrechung des Ausbreitungsvorganges durch Brenndefekte besonders häufig angetroffen wird. Hierin liegt ein Hinweis darauf, daß das Ausbreitungssubstrat in dieser Region eine Schwelle erhöhten Widerstandes enthält, an der die Ausbreitung bei einer Erhöhung des allgemeinen Widerstandes im Flügel oder bei einer Herabsetzung ihres Antriebes besonders leicht zum Stehen kommt. Andernfalls müßte man schon annehmen, daß ein ganz bestimmter Grad der Schwächung des Ausbreitungsantriebes besonders häufig eintrete, was nur schwer vorstellbar ist. Ferner lassen sich die genetisch und die durch Temperaturreiz bedingten Veränderungen der Symmetriefeldgröße zwar im allgemeinen beliebig addieren, doch besteht hier eine wichtige Ausnahme. Sind die beiden Faktoren *Sy* und *Syb* vorhanden, so erhält man ein in geringerem Grad als durch *Sy* allein verkleinertes Symmetriefeld (Abb. 11f). Reizung von *Sy*-Tieren zur Zeit des Ausbreitungsvorganges hat eine Verstärkung (g), frühere Reizung eine Abschwächung der Symmetriefeldverkleinerung zur Folge (h). In der gleichen Weise addieren sich auch die gegenseitigen Wirkungen des Faktors *Syb* und der späten Puppenreizung (i). Nur eine Addition der beiden das Symmetriefeld erweiternden Faktoren, des Erbfaktors *Syb* und der Reizung ganz junger Puppen, ist nicht möglich (k). Dies Ergebnis ist am einfachsten so zu verstehen, daß der Ausbreitungswiderstand im Gebiet der normalen Lage der Symmetriebinden ziemlich rasch zu einer unübersteiglichen Höhe anwächst. Der Faktor *Syb* oder die frühe Puppenreizung können zwar jeder für sich noch eine gewisse Förderung der Ausbreitung durch Erhöhung ihres Antriebes oder Senkung des allgemeinen Widerstandes erreichen, aber eine Addition ihrer Wirkungen ist deshalb unmöglich, weil die Ausbreitung bereits durch jeden einzelnen der beiden Faktoren an eine im Flügel vorgebildete absolute Widerstandsgrenze herangeführt wird.

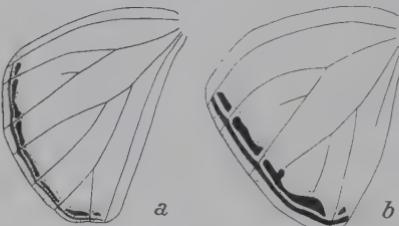
Inwieweit andere an ihrer Peripherie ebenfalls besondere Grenzdifferenzierungen bildende Felder auch wie das Symmetriefeld ihre endgültige Ausdehnung durch einen in der Zeit fort-

schreitenden Ausbreitungsvorgang erreichen, ist noch nicht entschieden. Nach den Untersuchungen von MAGNUSSEN (1933) ist es wahrscheinlich, daß bei dem Ozellus auf dem Hinterflügel von *Smerinthus ocellata* die äußeren Teile in Abhängigkeit von den inneren entstehen. Wenn sich dieser Befund bestätigt, würde er wohl am einfachsten mit der Annahme einer Determination der äußeren Teile auf Grund eines vom Zentrum des Ozzellus ausgehenden Ausbreitungsvorganges zu erklären sein.

Sicher ist es aber, daß auch bei anderen Musterbildungen Vorgänge an der Peripherie eines Feldes eine besondere Rolle spielen.

Bei *cynthia* findet sich am Hinterflügel proximal der am Außenrand entlangziehenden Randlinie eine Flucht dunkler Flecken, die als unechte Randflecken bezeichnet werden (Abb. 5a S. 194). Die einzelnen Flecken sind durch die Längsadern des Flügels voneinander getrennt, und

Abb. 12. Änderung des Geäders und des Randmusters bei zwei verschiedenen Individuen von *cynthia* nach Operation an der Imaginalscheibe des Hinterflügels 8–9 Tage vor dem Einspinnen der Raupe. Nach HENKE (1933 a).



daß diese Beziehung nicht nur äußerlich ist, sondern einen Fall von abhängiger Entwicklung darstellt, geht daraus hervor, daß nach Eingriffen an der Flügelanlage der erwachsenen Raupe, welche Veränderungen des Geäders zur Folge haben, überzählige Adern stets auch von überzähligen Teilungen in der Reihe der Randflecken begleitet sind, während bei Ausfall einer Ader die beiderseits ihres Ortes liegenden Flecken zu verschmelzen pflegen (Abb. 12a). Die Untersuchung einiger weiterer dabei auftretender Besonderheiten läßt nun aber erkennen, daß nicht die Adern als solche unmittelbar die Unterteilungen in der Randfleckenreihe bedingen. Das in Abb. 12 punktiert gezeichnete Randfeld, das die Randlinie und die Randflecken enthält, grenzt proximal von diesen letzten an ein dunkel bestäubtes Feld, das Außenfeld. Die Grenze zwischen diesen beiden verschieden gefärbten Feldern ist auf den Adern zipfelförmig gegen den Flügelrand zu vorgezogen. Nach Operation an der Flügelanlage der Raupe verläuft sie häufig unregelmäßig, und in solchen Fällen schließen sich nun die Randflecken mit dem Verlauf ihrer proximalen Begrenzung stets diesen Unregelmäßigkeiten an (Abb. 12b). Es kann dann auch eine Ader in einen Randfleck eintreten, ohne ihn zu zerteilen. Damit ist es aber

deutlich, daß die Anwesenheit einer Ader als solcher nicht notwendig eine Teilung in der Zone der dunklen Randfleckenschuppen zur Folge hat. Dagegen hält diese Zone auch in solchen Fällen stets einen bestimmten Abstand von der Grenzlinie zwischen Außen- und Randfeld ein. Ist nun weiterhin ein Ausbiegen vor den auf den Adern nach dem Flügelrand vorgeschobenen Spitzen dieser Grenzlinie etwa dadurch unmöglich, daß die dunklen Randfleckenschuppen stets zugleich einen festen Abstand vom Flügelrand oder von der mit ihm gleichlaufenden Randlinie einhalten, so müssen Unterteilungen der Randfleckenreihe an den Adern entstehen, auch wenn die Adern als solche gar nicht auf die Ausbildung oder Anordnung der Randfleckenschuppen einwirken. Unmittelbar wird dann durch die Adern nur der Verlauf des Außenfeldrandes bestimmt, während die Unterteilung der Randflecken von den Vorgängen an der Peripherie des Außenfeldes abhängt.

Als ein Zeugnis für das allgemeine entwicklungsphysiologische Interesse, das den zentrischen, von geränderten Feldern gebildeten Mustern zukommt, sei schließlich noch das Verhalten des Discoidaladerozellus von *cynthia* (Abb. 5a, S. 194) gegenüber operativen Eingriffen an der Flügelanlage der Raupe oder Puppe erwähnt. Nach einer Operation an der Imaginalscheibe der erwachsenen Raupe, welche die mittlere Flügelregion trifft, kann der Ozellus entweder sehr stark verkleinert sein, oder auch vollständig fehlen. Zu dieser Zeit ist also bereits eine Anlage des Ozellus vorhanden, insofern nur bestimmte, durch andere nicht mehr vertretbare Teile der Flügelfläche imstande sind, einen Ozellus zu bilden. Andererseits ist aber der Bereich, in dem später der Ozellus entstehen wird, noch nicht endgültig in einer den konzentrischen Ringen des fertigen Ozellus entsprechenden Weise in Zonen gegliedert. Wenn nämlich die Anlage durch die Operation nur verkleinert oder abgeschwächt, aber nicht ganz beseitigt wurde, so entstehen Ozellen von mehr oder weniger normaler Gestalt, aber verarmter Zonengliederung, indem eine oder mehrere der inneren Zonen fehlen. Ferner kann die Anlage des Ozellus in diesem noch ungegliederten Zustand durch operative Eingriffe in mehrere Teilanlagen zerlegt werden. Es entsteht dann entweder ein mehrkerniger, in den äußeren Zonen aber einheitlicher Ozellus (Abb. 5c), oder mehrere völlig voneinander getrennte Ozellen, deren jeder kleiner als ein normaler Ozellus, aber von dem typischen zentrischen Bau ist (Abb. 5d). In diesem Zustand, der

noch in der jungen Puppe erhalten ist, verhält sich die Anlage der mechanischen Zerteilung gegenüber wie ein harmonisch-äquipotentielles System. Man könnte sie wohl unmittelbar als ein solches System bezeichnen, wenn einem nicht eben der Systemcharakter, also die Zusammensetzung aus räumlich geordneten heterogenen Teilen, in dem allein das Problem des harmonisch-äquipotentiellen Systems liegt, bei einem auf so einfache Weise entstehenden Gebilde wie dem Ozellus zweifelhaft sein dürfte. Jedenfalls liegt keinerlei zwingende Notwendigkeit vor, ihn anzunehmen, denn es ist sehr wohl denkbar, daß die Anlage des Ozellus lediglich aus einer räumlich völlig homogenen Substanz oder Mischung von Substanzen besteht, welche zur Determination der einzelnen Zonen etwa durch einen Ausbreitungsvorgang, bei dem verschiedene Komponenten verschieden weit kommen, zerlegt und in eine räumliche Ordnung gebracht wird. Trifft diese Vorstellung zu, so ist die Anlage des Ozellus so wenig ein System wie ein Quecksilbertropfen, von dem jeder beliebige Teil zu dem gleichen harmonischen Kugelgebilde wie das Ganze werden kann und dessen Charakter als harmonisch-äquipotentielles Gebilde höchstens ein rein physikalisches Problem darstellt. Das Vorkommen solcher noch relativ leicht durchschaubarer harmonisch-äquipotentieller Gebilde wie die Ozellusanlage bietet einen Ausgangspunkt, von dem aus man versuchen kann, auch zu einem Verständnis komplizierterer Fälle vorzudringen, statt sie als unauflösbar hinzunehmen, indem man fragt, ob ein Teil der verschiedenenartigen Bildungen, auf die die Definition des harmonisch-äquipotentiellen Systems paßt, nicht ebenfalls als räumlich ungegliedert angesehen werden kann, nachdem in anderen Fällen die wirkliche Äquipotentialität der als harmonisch-äquipotentiell angesehenen Systeme wesentlich eingeschränkt werden mußte.

Abgesehen von diesem Interesse der zentralen Muster für die allgemeine Entwicklungsphysiologie sind sie insofern besonders wichtig, als sie in mehr oder weniger großem Gegensatz zu den anderen bisher besprochenen Mustern bei den natürlichen Zeichnungen der verschiedensten Organismengruppen eine sehr große Rolle spielen. So besteht, um nur zwei Beispiele zu nennen, das Zeichnungsmuster vieler Riesenschlangen ausschließlich aus geränderten Feldern, die habituell den zentralen Symmetriesystemen der Schmetterlinge gleichen, und die Blütenzeichnung der Unterlippe gewisser Orchideen beruht nach der kürzlich von SCHMUCKER (1935) gegebenen Darstellung ebenfalls

auf der Ausbildung von ziemlich variablen Feldern bestimmter Färbung in einem andersfarbigen Umfeld und einer besonderen, einen dritten Farbton aufweisenden Grenzzone.

6. Ausbreitungsrhythmen.

Muster aus zahlreichen kleinen, mehr oder weniger regelmäßig angeordneten Einzelementen können auf verschiedenen Wegen zustande kommen. Sie finden sich neben großfelderigen Mustern unter den durch chimärische Entwicklung, den auf Grund zeitlicher Rhythmen und den durch Oberflächenzerreizung entstandenen Mustern. Noch andere rhythmische Muster fallen unter keine dieser drei Kategorien. Um ihre Analyse mit Erfolg in Angriff nehmen zu können, scheint es mir in erster Linie erforderlich, trotz großer äußerer Ähnlichkeiten zwei Hauptgruppen zu trennen, die als Ausbreitungsrhythmen und Simultanrhythmen bezeichnet werden sollen.

Die Ausbreitungsrhythmen lassen sich, vielfach sogar mit Übergängen, an die im vorigen Abschnitt behandelten Feldgrenzenmuster anschließen. Einen einfachen und klaren Fall dieser Art bildet die tiefdunkle Maserzeichnung auf der braunen Samenschale der Roßkastanie, deren Entstehung auf Grund eines Ausbreitungsvorganges man an noch in der Ausfärbung begriffenen Kastanien unmittelbar verfolgen kann. Zur Erklärung von Tierzeichnungen hat wohl GEBHARDT (1912) als erster das Liesegangsche Phänomen benutzt, indem er es für die Deutung der Schmetterlingszeichnung heranzog. Seine Bedeutung in der pflanzlichen Entwicklungsphysiologie hat KÜSTER (1913, 1926, 1931) eingehend behandelt.

Ein Muster, das mit großer Wahrscheinlichkeit einen Ausbreitungsrhythmus darstellt, findet sich bei *Rhescynthis martii* Perty (Abb. 13a). Hier liegt innerhalb des unverhältnismäßig großen, basal bis zur Flügelwurzel reichenden Zentralfeldes ein inneres Feld, das basal von zwei, distal von mehreren Zonen umgeben ist. Die zunehmende Breite der einzelnen Zonen und der Abstände zwischen ihnen sowie die abnehmende Dunkelheit ihres Farbtons bieten völlig überzeugend das Bild eines Liesegangphänomens, so daß dieser Fall geradezu als Prototyp eines Ausbreitungsrhythmus gelten kann. Besonders bemerkenswert ist es dabei, daß das innere Feld im Zentralfeld, von dessen Peripherie der Ausbreitungsrhythmus ausgeht, durch einen von den anderen

Teilen des Zentraffeldes abweichenden Farbton als Träger besonderer Eigenschaften erkennbar ist.

Andere Fälle einer rhythmischen Musterung innerhalb des Zentraffeldes können auf Grund ihres allgemeinen Habitus zunächst ebenfalls zu den Ausbreitungsrhythmen gestellt werden, wobei aber die Besonderheiten der Ausbildung noch einer näheren Erklärung bedürfen. Die Rhythmen können sich so zu dem

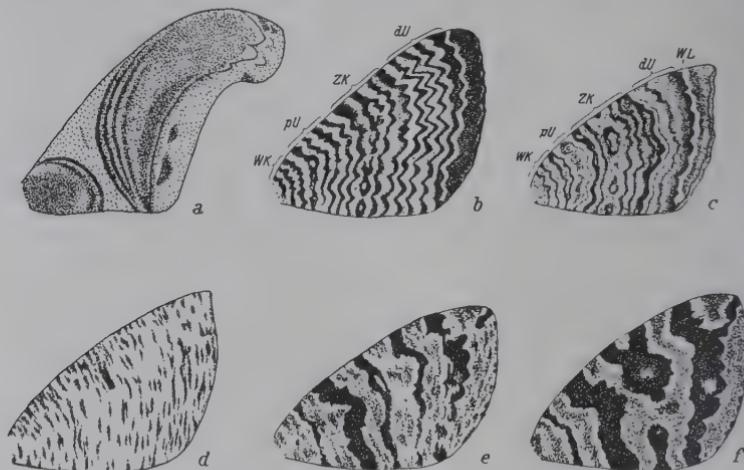


Abb. 13. Unterscheidung von Ausbreitungsrhythmen und Simultanrhythmen. a-c Ausbreitungsrhythmen; a *Rhescynthis martii* Perty; b *Eucosmia undulata* L.; c *Larentia bilineata* L. d, e Simultanrhythmen; d *Angerona prunaria* L.; e *Larentia sordidata* F. f. Variante von L. *sordidata*, bei der die Simultanrhythmen durch einen homogenen Farbton in den Zwischenräumen der Querbindenzeichnung ersetzt sind. ZK Zentrale, WK Wurzelkern, pU proximales Umfeld (Wurzelfeld), dU distales Umfeld (Außenfeld), WL Wellenlinie (distale Umfeldgrenze).

Symmetriemuster verhalten, daß die Symmetriebinden sich den äußersten Rhythmenzonen glatt anfügen, wie bei dem Zentralkern und dem Wurzelkern von *Eucosmia undulata* (Abb. 13b), oder die äußersten Zonen der rhythmischen Folge stehen in einem völlig regellosen Verhältnis zu den Symmetriebinden, wie in den beiden Kernen des Symmetriemusters von *Larentia bilineata* (Abb. 13c). Im ersten Fall scheint es, daß Symmetriebinden und rhythmische Zonen durch den gleichen Ausbreitungsvorgang festgelegt werden, während im zweiten Fall der Ausbreitungsprozeß, der die Rhythmen entstehen läßt, unabhängig von dem die Symmetriebinden bestimmenden zu sein scheint. Hier wird dann wie bei einem typischen Liesegangphänomen der vorhandene Raum ohne Rücksicht auf seine Begrenzung nach dem die Rhythmenbildung beherrschenden Gesetz ausgefüllt.

Vielfach findet sich außer im Zentrafeld auch im Umfeld eine rhythmische Musterung, so z. B. bei *Eucosmia undulata* (Abb. 13b) und in schwächerer Andeutung auch bei *Larentia bilineata* (Abb. 13c). Es wäre interessant, zu untersuchen, in welchem Verhältnis diese beiden Rhythmenmuster, die vielleicht beide Ausbreitungsrythmen darstellen, zueinander stehen. Manchmal liegt es nahe, an die von GEBHARDT in seiner Abb. 5 wieder gegebenen, bei Niederschlägen in Kolloiden vorkommenden Zonen- systeme zu denken, welche in der Umgebung der Ausbreitungs- rythmen auftreten können und auf Verbrauchsströmungen zurückgeführt werden.

Charakteristisch für diesen Typus rhythmischer Zeichnungs- muster ist ihr zentrischer Bau, durch den sie auf eine Ent- stehung auf Grund von Ausbreitungsvorgängen hindeuten. Die erste Aufgabe der entwicklungsphysiologischen Analyse wäre hier, in jedem Fall die jeweilige Richtung festzustellen, in der die Aus- breitung fortschreitet, bzw. die aus der Anordnung und dem ganzen Charakter der Einzelemente erschlossene Ausbreitungs- richtung auch experimentell zu kontrollieren. Daß es sich bei den Ausbreitungsrythmen um die räumliche Ordnung eines be- stimmten, die Musterbildung determinierenden Stoffes handelt, ist bei den unverkennbaren Beziehungen zum Liesegangphänomen mit großer Sicherheit anzunehmen. Nun handelt es sich aber bei diesem Phänomen um eine Erscheinung von großer Allgemeinheit, durch die eine räumliche Ordnung von Stoffen bei den ver- schiedenartigsten Prozessen entstehen kann. Es kann durch einen im Substrat fortschreitenden Diffusionsvorgang ein bereits vor- handener Stoff rhythmisch geordnet werden, es kann aber auch der periodisch angeordnete Stoff erst auf Grund einer Reaktion zwischen dem diffundierenden und einem im Substrat vorhandenen Stoff neu entstehen, oder es kann schließlich, ohne daß überhaupt eine über größere Strecken fortschreitende Diffusion im Spiel wäre, lediglich eine Zustandsänderung eines vorhandenen Stoffes, etwa eine Kristallisation oder Fällung, in bestimmter Richtung rhythmisch fortschreiten und damit eine Ordnung herstellen. Bei der weiteren Analyse der tierischen Liesegangmuster sind alle diese Möglichkeiten im Auge zu behalten.

In welchem Umfang Ausbreitungsrythmen an den Muster- und Formbildungsvorgängen der Tiere beteiligt sind, ist schwer zu beurteilen. Man könnte sich denken, daß manche Federmuster und die Augenzeichnung der Säugerhaare, vielleicht auch die

schon oben mit diesen Mustern in Zusammenhang gesetzte Gliederung einer Embryonalanlage in Metameren auf Ausbreitungs-rhythmen beruhen, doch kommt in allen diesen Fällen ebenso sehr auch der im nächsten Abschnitt behandelte Typus rhythmischer Musterbildung in Frage.

7. Simultanrhythmen.

Die meisten entwicklungsphysiologischen Deutungen der Tierzeichnungen kranken daran, daß ein in bestimmten Fällen als richtig erkanntes Prinzip unrichtig verallgemeinert wird. Von den Mustern, die GEBHARDT als Beispiel von Liesegangzeichnungen anführt, dürfte wohl der größte Teil verschiedenen anderen der hier unterschiedenen Mustertypen angehören. Teils handelt es sich offenbar um Muster, die aus verschiedenen, mehr oder weniger voneinander unabhängigen Systemen bestehen, teils um einen eigenen Typus rhythmischer Muster, der entwicklungsphysiologisch offenbar auf ganz andere Weise als die Ausbreitungs-rhythmen zustande kommt. Diese hier als Simultanrhythmen bezeichneten Muster unterscheiden sich äußerlich sogleich dadurch von den Ausbreitungs-rhythmen, daß eine bestimmte Ausbreitungsrichtung und dementsprechend auch ein Ausbreitungszentrum nicht festzustellen ist. Sehr deutlich wird der Unterschied zwischen den beiden Typen bei einem Vergleich des Musters von *Rescynthis martii* (Abb. 13a) mit dem Rieselmuster von *Angerona prunaria* (Abb. 13d), bei dem nichts für eine Entstehung auf Grund einer von bestimmten Flügelgebieten ausgehenden Ausbreitung spricht.

Bei den Schmetterlingen kommen Simultanrhythmen ebenso wie die Ausbreitungs-rhythmen häufig neben einer Symmetriezeichnung vor. Auch hier können die Rhythmen gleichzeitig in den Kernen und in den Umfeldgebieten eines mehrkernigen Symmetriemusters auftreten, so z. B. bei *Larentia sor-didata*. Man findet sie bei dem in Abb. 13e wiedergegebenen Individuum in den beiden weißen Kernen, dem Wurzelkern und dem verhältnismäßig schmalen, quer über die Flügelmitte ziehenden Zentralkern, und in den hier grün gefärbten Umfeldgebieten proximal und distal des Zentralkerns, die in diesem Fall außerdem je eine kräftige dunkle, früher von mir als Hauptbinde bezeichnete Querbinde tragen. Ein Vergleich mit *undulata* (b) oder *bilineata* (c) zeigt auch hier wieder deutlich den Unterschied zwischen den beiden Typen rhythmischer Muster: bei

sordidata fehlt der zentrische Charakter des rhythmischen Muster-systems bzw. der Teilsysteme innerhalb der einzelnen Felder der die Symmetriezeichnung bedingenden Feldgliederung.

Zu den Simultanrhythmen gehören offenbar auch die rhythmischen Fellzeichnungen vieler Säugetiere, welche sichtlich trotz ihres oft recht verschiedenen Habitus eine einheitliche Gruppe bilden (HENKE 1933c). Hier können ganz gleichartige Muster dunkel auf hellem Grund oder auch umgekehrt hell auf dunklem Grund erscheinen. Ferner finden sich Übergänge von einfachen in sich homogenen Elementen, seien es Punkte oder Linien, zu komplizierter gebauten Elementen wie Doppelstreifen oder Rosetten, häufig sogar an verschiedenen Körperregionen desselben Tieres. Schließlich besteht auch zwischen langgestreckten und mehr oder weniger kreisrunden Elementen eine enge entwicklungsphysiologische Verwandtschaft. Als Beispiel hierfür sei nur auf die aus langgezogenen Rosetten bestehende Musterung der Bastarde zwischen Löwe und Tiger hingewiesen, die eine typische Mittelstellung einnehmen zwischen den langgestreckten Zeichnungselementen des Tigers und den mehr oder weniger kreisförmigen, wie sie bei jungen Löwen deutlich sind (Abb. 14). Diese Möglichkeit einer Kompromißbildung zwischen den in beiden Fällen wirksamen musterbildenden Faktoren läßt schließen, daß sie dem gleichen entwicklungsphysiologischen Typus angehören. Auch bei den rhythmischen Mustern der Säuger ist das Fehlen eines zentrischen Aufbaus in der Anordnung der Einzelelemente charakteristisch. Wollte man etwa beim Zebra versuchen, die Querringenelung der Beine oder des Schwanzes und die Fortsetzung dieser Streifungsrichtung am Rumpf auf Ausbreitungen von den distalen Teilen der Extremitäten und des Schwanzes her zurückzuführen, so würde diese Deutung doch bei der Zeichnung der vorderen Körperpartien sofort versagen. Hier käme nur die Schnauzenregion als Ausbreitungszentrum in Frage, aber dem widerspricht die Stellung der Streifen auf der Stirn, welche, statt das fragliche Zentrum konzentrisch zu umfassen, mit ihrer Längserstreckung radial zu ihm stehen.



Abb. 14. Simultanrhythmen in der Fellzeichnung eines Löwe-Tiger-Bastards.
Zeichnung nach einer von H. HECK veröffentlichten Aufnahme.

Betrachtet man die Variabilität mancher rhythmischen Muster, so bemerkt man, daß bei zahlreichen Schmetterlingsarten verschiedene Varianten vorkommen, von denen die eine ein ausgesprochen rhythmisches Muster zeigt, während die andere in den entsprechenden Gebieten einen der Farbe der Rieseelemente dieses Musters gleichenden homogenen Farbton aufweist. So ist es z. B. bei *Larentia sordidata*. Neben Individuen, bei denen die Flügelteile zwischen den eine Symmetriezeichnung bildenden Querbinden ein dunkles Rieselmuster auf hellem Grund tragen, kommen andere vor, bei denen diese Gebiete gleichmäßig dunkel gefärbt sind (Abb. 13e, f). Es handelt sich dabei nicht etwa um einen Melanismus, bei dem das Muster in einer allgemeinen Verdunkelung des Flügels verschwindet, denn die typischen Zwischenräume zwischen den Elementen der Querbinden- und der Rieselzeichnung bzw. ihres Derivates bleiben erhalten. Zwischen den beiden abgebildeten Extremen pflegen nun alle Übergänge einer zunehmenden Konzentration der dunklen Schuppen zu rhythmisch angeordneten Rieselflecken vorzukommen. Ähnlich findet man bei Zebrabastarden Übergänge zwischen einer mehr oder weniger klaren Streifenzeichnung und einer einigermaßen homogen dunklen Fellfärbung. Diese Erscheinungen machen es wahrscheinlich, daß auch hier wieder bei der Musterdetermination bestimmte Stoffe beteiligt sind, die bei diffuser Verteilung einen gleichmäßig dunklen Farbton hervorrufen, andererseits aber auch entweder im Augenblick ihrer Entstehung oder nachher an regelmäßig verteilten Orten mehr oder weniger vollständig angesammelt werden können und dadurch die Entstehung rhythmisch verteilter Musterelemente bedingen.

Eine weitere Frage betrifft die Bedingungen der Entstehung dieser räumlichen Ordnung. Hier hat KRIEG (1922a, b) den interessanten Versuch gemacht, die verschiedenen Formen der rhythmischen Zeichnungen auf die wechselnden Spannungsverhältnisse in dem mustertragenden Epithel zur Zeit der Musterdetermination zurückzuführen. In der Haut der Säugertierembryonen bestehen in verschiedenen Altersstufen verschieden gerichtete Spannungen, welche auf die wechselnden Verhältnisse zwischen den Wachstumszuständen der Haut und der darunterliegenden Organe zurückgeführt werden. KRIEG nimmt nun an, daß bei verschiedenen gemusterten Arten die Determinationszeit des Musters verschieden ist, und daß die jeweils in diesem Zeitpunkt bestehenden Spannungsverhältnisse in der Haut die Verlaufs-

richtung und die Gestalt der einzelnen rhythmischen Elemente bedingen. Auf diese Weise lassen sich z. B. die Unterschiede zwischen der Querstreifung und der Längsstreifung an den Extremitäten gut verständlich machen, wie sie bei der Streifung von Zebra oder Tiger einerseits, der Stromung mancher Hunde- und Rinderrassen andererseits vorliegen.

Ein eigenes Problem gegenüber dieser Frage nach dem Zustandekommen der Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen der rhythmischen Zeichnungselemente ist die Entstehung einer Musterbildung überhaupt, also die Tatsache, daß statt einer homogenen Färbung einzelne räumlich getrennte Musterteile entstehen. Hier dürfte es sich um einen verhältnismäßig einfachen physikalischen Vorgang handeln, der, wie es die Bezeichnung als *Simultanrhythmus* andeutet soll, aller Wahrscheinlichkeit nach im Gegensatz zu der Determination der Ausbreitungsrythmen an den verschiedenen Stellen des gemusterten Gebietes gleichzeitig stattfindet, oder doch seiner Natur nach nicht an einen zeitlich über die Fläche fortschreitenden Ablauf gebunden ist. In der 1. Auflage seiner Schrift „Über Zonenbildung in kolloidalen Medien“ hat KÜSTER (1913, S. 29) in einer kurzen Anmerkung ebenfalls neben den das Liesegangphänomen bedingenden Faktoren noch die Notwendigkeit anderer eine periodische Musterbildung bedingender Ursachen angenommen. In der 2. Auflage (1931) hat er diese Unterscheidung fallen lassen. An anderer Stelle hat KÜSTER (1926) Musterbildungen vom Typus der hier geschilderten im Zusammenhang mit den Keimwirkungen (s. o. S. 201) behandelt. Hier bleibt jedoch zu fragen, wodurch die Anordnung der Keime, die nicht etwa zufallsmäßig, sondern gesetzmäßig aequidistant sein müßte, zustande kommen soll. Wo Spannungszustände zur Zeit der Musterdetermination in der gemusterten Fläche vorhanden sind, kann es sein, daß das ordnende Prinzip, so wie es KRIEG offenbar annimmt, bereits mit dem Auftreten der Spannung selbst gegeben ist, ähnlich wie bei dem oben S. 190 geschilderten Modellversuch von HIRATA mit Zerdehnung eines erstarrten Lackes oder bei einem Versuch von TERADA und WATANABE (1934), in dem die Unterlage einer auf Gummi gestreuten Pulvermasse gedehnt wird, ohne Hinzutritt weiterer besonderer Einwirkungen Kontinuitätstrennungen längs rhythmisch wiederkehrender Linien auftreten. Wo dies zutrifft, wäre tatsächlich eine nahe Ver-

wandtschaft in den physikalischen Entstehungsbedingungen mit den Rißzeichnungen vorhanden. Man hätte dann anzunehmen, daß mit dem Auftreten der Spannung rhythmisch angeordnete Hauptspannungslinien entstanden, in denen etwa eine Substanz sich sammeln oder Zellvorgänge eingeleitet werden könnten, welche eine von den übrigen Teilen der Fläche abweichende Farbildung bedingen. Daß Spannungszustände des Mediums das Zellverhalten beeinflussen können, ist durch die Untersuchungen von WEISS (1928) bekannt. Ob auch diese Seite der Hautspannungshypothese das Richtige trifft, oder ob und in welchem Umfang noch mit ganz anderen simultan wirkenden Ordnungsprinzipien zu rechnen ist, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

Bei vielen rhythmischen Mustern bietet auch der mehr oder weniger komplizierte zentrische Aufbau der Einzelemente noch besondere Probleme. Hier bildet der Simultanrhythmus nur den ersten Schritt der Musterbildung, durch den die Punkte bestimmt werden, an denen weitere Folgen von Musterbildungsprozessen in Gang gesetzt werden. Ein ähnliches Verhältnis besteht bei den oben S. 204 erwähnten Fällen tertiar symmetrischer Muster, bei denen durch eine Feldausbreitung als primären Musterbildungsvorgang die Orte festgelegt werden, an denen durch sekundäre Prozesse gleichfalls zentrische Musterelemente entstehen.

HAECKER (1918) hat die Vorstellung entwickelt und begründet, daß verschiedene Musterbildungen, und zwar speziell auch solche vom Typus der Simultanrhythmen, die Wachstumsverhältnisse in der gemusterten Fläche in einem bestimmten Zeitpunkt abbilden, indem zu dieser Zeit verschieden stark wachsende Flächenteile verschiedene Färbungen erhalten. Soweit diese »Hautwachstumshypothese« zutrifft, kann das Studium der Simultanrhythmen für die Behandlung der Probleme des Flächenwachstums nutzbar gemacht werden. Weiterhin können sie möglicherweise auch als Modell dienen für die Anordnung zahlreicher sehr verschiedenartiger Zelltypen oder Organe, die in gleichmäßiger Verteilung in einem Gewebe oder Organ verstreut auftreten, etwa von Haaren, Federn, Drüsen, Spaltöffnungen der Blätter und vielen anderen Bildungen. Deutlich zeigt z. B. auch die Anordnung der Schmetterlingsschuppen die Form von Rieselzügen, welche der bei Schmetterlingen verbreiteten Rieselzeichnung sehr ähnlich sind. So können auf dem Schmetterlingsflügel zwei verschiedene Simultanrhythmen übereinander geordnet sein, von denen einer die Verteilung der Schuppenbildungszellen auf

der Flügelanlage festlegt und der andere Gruppen solcher Schuppenzüge oder auch Schuppen verschiedener Züge für einen besonderen Farbtypus determiniert.

8. Zusammengesetzte Muster.

Bereits bei den bisher behandelten äußerlich einheitlichen Mustern zeigte es sich, daß die Musterbildung häufig auf dem Zusammenwirken von verschiedenen musterbildenden Prinzipien beruht, indem z. B. bei gefleckten Molluskenschalen zu einem schon räumlich vorgebildeten Muster noch ein zeitlicher Rhythmus hinzutritt oder bei den Symmetriemustern der Schmetterlinge die Herstellung einer Feldgliederung verknüpft ist mit Vorgängen, durch die an den Feldgrenzen besondere Grenzdifferenzierungen entstehen. Häufig, besonders bei reich gezeichneten Tiergruppen, kann die Wirksamkeit verschiedener musterbildender Faktoren aber auch dazu führen, daß ein aus verschiedenen, äußerlich trennbaren Komponenten zusammengesetztes Muster entsteht. So entwickelt sich bei der Feuerwanze auf Grund verschiedener Musterbildungsprozesse ein Fleckmuster, in dem einzelne Flecken ihre unabhängige Entstehung durch Unterschiede in ihrer Reaktionsweise auf äußere Reize erkennen lassen (HENKE 1924).

Am häufigsten finden sich zusammengesetzte Muster bei den Schmetterlingen, wo vielfach zahlreiche mehr oder weniger voneinander unabhängige Zeichnungssysteme, die den gleichen oder auch verschiedenen entwicklungsphysiologischen Mustertypen angehören können, nebeneinander oder auch ineinandergeschoben die Flügelfläche bedecken. Diese Systemgliederung der Schmetterlingszeichnung wurde zuerst auf vergleichend-morphologischem Wege erkannt. Es ist ein schönes Zeugnis für die Sicherheit der so gewonnenen Ergebnisse, daß SCHWANWITSCH (1924) und SÜFFERT (1926) unabhängig voneinander zu fast genau dem gleichen Schema der Flügelzeichnung in der Rhopalocerenfamilie der Nymphaliden gelangten, welches aus einer Anzahl von Art zu Art unabhängig varierender morphologischer Systeme besteht. SCHWANWITSCH (1929) hat die beiden Schemata einander gegenübergestellt und den Vergleich im einzelnen durchgeführt. Abb. 15 zeigt die von ihm gegebene Zusammenstellung. Man sieht in beiden Schemas das zentrale Symmetriesystem mit den beiden Symmetriebinden, das Ozellar-System im Außenteil des Flügels, das System der Randlinien,

nach dem einen Untersucher aus zwei, nach dem anderen aus drei Elementen bestehend, und schließlich das System der drei Hohlelemente, kleinerer, in dem Schema von SÜFFERT fein punktierter geränderter Felder. SCHWANWITSCH hat das am weitesten basal gelegene von ihnen zwar auch eingetragen, aber seine Zusammengehörigkeit mit den beiden anderen ist hier nicht zum Ausdruck gebracht. Beide Untersucher haben in weiteren Arbeiten die Anwendbarkeit ihres Schemas und die Abwandlungen, die es

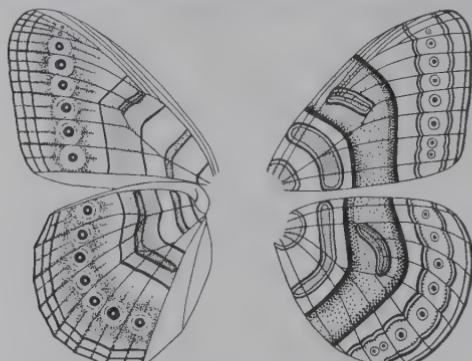


Abb. 15. Schemata der Nymphalidenzeichnung. links Schema von SCHWANWITSCH; rechts Schema von SÜFFERT. Nach SCHWANWITSCH (1929).

in einzelnen Fällen erfährt, weiter verfolgt (zuletzt SÜFFERT 1929 und SCHWANWITSCH 1931, ferner SCHWANWITSCH und SOKOLOV 1934). Außerdem zeigte SÜFFERT (1927, 1929), daß auch in anderen Schmetterlingsgruppen solche morphologischen

Zeichnungssysteme unterschieden werden können.

Als ein weiterer Weg, die Systemgliederung zusammengesetzter Muster zu studieren, erwies sich die Untersuchung der natürlichen Variabilität einzelner stark variierender Arten. Eine solche Analyse habe ich (1928), ausgehend von der Geometride *Larentia sordidata*, für eine Reihe von Schmetterlingen aus verschiedenen Familien durchgeführt. Dabei diente die gemeinsame oder unabhängige Variabilität der einzelnen Musterelemente als Kriterium für ihre Zugehörigkeit zu den einzelnen Systemen. Ob der unabhängigen Variabilität der Systeme eine Verschiedenheit ihrer Reaktion auf äußere Reize oder eine Bedingtheit durch verschiedene Erbfaktoren zugrunde liegt, läßt sich natürlich nur durch experimentelle Analyse entscheiden.

Im allgemeinen ist beides der Fall. Schon früher hatte KÜHN (1926) gezeigt, daß bei der aus zahlreichen ziemlich gleichartigen Einzelflecken bestehenden Zeichnung der Nymphalide *Argynnis paphia* eine Systemgliederung hinsichtlich der Modifikabilität durch Temperaturreize besteht, welche sich mit der von SCHWANWITSCH und SÜFFERT gefundenen Zusammensetzung der Nymphalidenzeichnung aus morphologischen Systemen deckt. Durch

Reizung junger Puppen mit stark erniedrigter Temperatur ließen sich nämlich zahlreiche verschiedene Temperaturreaktionen herstellen, bei denen bestimmte Gruppen von Einzelementen stets gleichartig variierten, Flecken verschiedener Gruppen aber häufig bei einem Individuum in verschiedenem Sinn verändert waren. Für zwei dieser Modifikationssysteme, das zentrale Symmetriesystem und das Ocellarsystem, konnte KÜHN zeigen, daß ihre unabhängige Modifikabilität auf einer Verschiedenheit der sensiblen Periode am Anfang der Puppenzeit beruht, in der sie für den Temperaturreiz empfindlich sind und mit einer im Lauf der Zeit charakteristisch zwischen Ver-

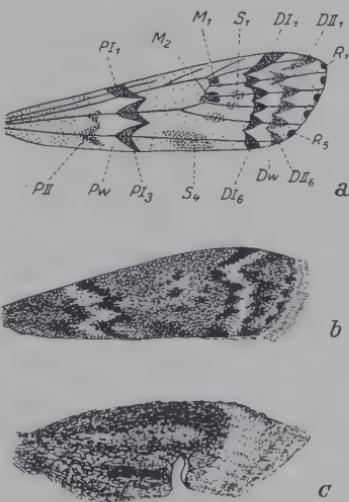
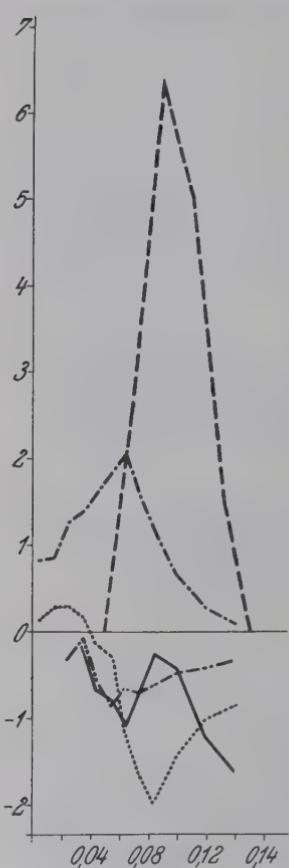


Abb. 16. *Ephestia kühniella* Z. Zeichnungsmuster der Vorderflügeloberseite. a, b normales Muster, in a schematisch zur Demonstration der Zeichnungssysteme. M_1 , M_2 Mittelflecken; S_1 – S_4 Mittelschatten; DI_1 – DI_6 innere dunkle Zone, Dw weiße Zone, DII_1 – DII_6 äußere dunkle Zone der Distalbinde, PI_1 usw. die entsprechenden Zonen der Proximalbinde des Symmetriesystems; R_1 – R_5 Randflecken. c Ausgefärbter Puppenflügel nach Setzung eines Brenndefektes im Puppenalter von 0–6 Stunden mit Ausfall des Symmetriefeldes. a, b nach KÜHN und HENKE (1929); c nach KÜHN und v. ENGELHARDT.

kleinerung und Vergrößerung wechselnden Weise reagieren. Bei der Mehlmotte wurden die sensiblen Perioden der dunklen Zeichnungselemente in zweien der aus Abb. 16a ersichtlichen Zeichnungssysteme, die KÜHN und HENKE (1929) auf Grund der Variabilität innerhalb der Art aufstellten, von FELDOTTO (1933) genauer untersucht, und WULLKOPF dehnte in noch unveröffentlichten Versuchen diese Untersuchung auf die beiden anderen Zeichnungssysteme aus (Abb. 17). Es zeigt sich, daß ähnlich wie bei *Argynnis* sowohl die zeitliche Lage der sensiblen Perioden für die verschiedenen Systeme, wie auch die Änderung der Reaktionsweise des einzelnen Systems im Lauf seiner sensiblen Periode charakteristisch verschieden ist, während die Komponenten eines Systems sich stets gleich verhalten. Am frühesten tritt nach WULLKOPF eine Veränderung der Randflecken ein. Ihre Reaktion besteht in einer erst zunehmenden, dann schwächer werdenden Vergrößerung. Die beiden Mittelflecken am Abschluß der Discoidalzelle beginnen erst später zu reagieren, und zwar mit einer anfangs rasch steigenden,

dann langsam abklingenden Verkleinerung. Die dunklen Bestandteile der Symmetriebinden werden zunächst gleichsinnig mit den Mittelflecken verändert, kehren bei späterer Reizung aber bald zu annähernd normaler Stärke zurück, und es folgt nun eine



zweite Phase der Abschwächung. In dem mittleren Zeitraum, währenddessen ihre Stärke fast unverändert bleibt, erreicht die Verschiebung der Querbinden nach der Flügelmitte zu, von der schon früher die Rede war, ihren Höhepunkt. Ihre durch frühere Reize erwirkte Verschiebung nach außen, die KÜHN und HENKE auf Grund von Messungen feststellten, wird durch die von WULLKOPF angewandte weniger empfindliche statistische Methode nicht erfaßt. Die Mittelschatten schließlich, eine Reihe von Flecken innerhalb des Zentralfeldes, werden nach Reizung ganz junger Puppen schwach vergrößert, später aber bis zu dem Zeitpunkt, in dem die Stärke der Querbinden nach anfänglicher

Abb. 17. Die Lage der sensiblen Perioden des Flügelmusters der Mehlmotte während der Puppenzeit.

Merkmal des Schmetterlings während der Flugpausen:

- Anzahl dunkler Schuppen in den Randflecken;
- desgl. in den Mittelflecken;
- Stärke der dunklen Querbindenzeichnung;
- Verschiebung der Querbinden nach der Flügelmitte (Verkleinerung des Symmetricfeldes);
- Stärke der Mittelschatten.

Abszisse: Puppenalter zur Zeit der Reizung in Bruchteilen der Gesamtpuppenzeit; Ordinate: Mittelwert der Merkmalsausprägung der in den einzelnen Zeitabschnitten gereizten Tiere. Die Ordinateneinheit ist für jedes Merkmal gleich der Größe seiner Standardabweichung (1σ) in der Kontrolle. Die 0-Linie bezeichnet die Stärke der Merkmale in der Kontrolle. Zunahme eines Merkmals ist positiv, Abnahme negativ aufgetragen. Nach unveröffentlichten Untersuchungen von WULLKOPF.

Abschwächung zur Norm zurückkehrt, in zunehmendem Maß verkleinert. Schließlich klingt auch hier die Fähigkeit zur Reaktion auf den Temperaturreiz ab. Nach Ablauf von etwa einem Achtel der Puppenzeit sind die sensiblen Perioden der einzelnen Systeme abgeschlossen. Daß die Enden der Kurven in Abb. 17 für die Stärke der einzelnen Zeichnungssysteme meist mehr oder weniger weit unter dem Kontrollwert bleiben, hängt damit zusammen, daß um die Zeit, in der die Kurven abbrechen, eine sensible Periode der Schuppenbildung beginnt, in der ein Temperaturreiz eine Schädigung der

Beschuppung zur Folge hat. Hierdurch entsteht eine Abschwächung des Musters, die sich besonders in der Querbindenzeichnung bemerkbar macht, mit den sensiblen Perioden der einzelnen Systeme aber nichts zu tun hat.

In den Untersuchungen von FELDOTTO und von WULLKOPF an der Mehlmotte zeigt sich die Zusammengehörigkeit der einzelnen Glieder eines Zeichnungssystems darin, daß sie, anders als die verschiedenen Systeme, unter sich stets gleichsinnig reagieren. Aus der vorläufigen Mitteilung der neuen Untersuchungen von KÖHLER und FELDOTTO (1934) an *Vanessa urticae* geht jedoch hervor, daß dieser Zusammenhang nicht in allen Fällen absolut ist, sondern daß auch gewisse Verschiedenheiten in der Reaktionsweise der einzelnen Glieder eines Systems gegenüber Temperaturreizen bestehen können.

Daß die einzelnen Zeichnungssysteme auch in ihrer genetischen Bedingtheit voneinander getrennte, aber in sich geschlossene Einheiten bilden, ergab sich aus der Kreuzungsanalyse mehrerer Rassen der Mehlmotte, die sich in verschiedenen Zeichnungssystemen unterscheiden. So bestanden in einem Fall, in dem eine Rasse mit starken Querbinden und schwachen Randflecken mit einer anderen Rasse mit schwachen Querbinden und starken Randflecken gekreuzt wurde, monohybride Spaltungen für die Gesamtstärke sämtlicher Glieder jedes der beiden Zeichnungssysteme, aber eine unabhängige Spaltung der Faktoren für die beiden verschiedenen Systeme (KÜHN und HENKE 1929). Hier sind also sämtliche Glieder eines Systems hinsichtlich ihrer Stärke von einem, sämtliche Glieder des anderen Systems von einem anderen Gen abhängig. Ganz dasselbe Verhältnis ergab sich bei der Analyse der Kreuzung eines anderen Rassenpaars, bei dem die eine Rasse starke Querbinden und schwache Mittelflecken, die andere schwache Querbinden und starke Mittelflecken hatte, für diese beiden Zeichnungssysteme (KÜHN und HENKE 1932).

Weitere Analysen zeigten jedoch, daß die Unabhängigkeit der verschiedenen Zeichnungssysteme voneinander ebenso wie die Geschlossenheit eines einzelnen Systems nicht absolut ist. HÜGEL (1933) untersuchte außer den dunklen auch die hellen Zeichnungsbestandteile, welche mit Ausnahme der Mittelschatten in allen Zeichnungssystemen der Mehlmotte vertreten sind: die mittlere Zone der Symmetriebinden, die zum Mittelfleckensystem gehörige kleine weiße Zone zwischen den beiden dunklen Mittelflecken und die hellen Begleitschuppen der

dunklen Randflecken. Er fand dabei, daß in einer bestimmten Kreuzung die Stärke der weißen Zeichnung in Querbinden- und Mittelfleckensystem gemeinsam vererbt wurde, während andererseits die Stärke der hellen Randfleckenzzeichnung sich wieder als unabhängig erwies. Offenbar war hier ein Faktor erfaßt, der gleichzeitig auf Symmetrie- und Mittelfleckensystem einwirkt. Daß in anderen Kreuzungen eine genetische Koppelung zwischen dunklen und hellen Bestandteilen des Querbindensystems gefunden wurde, entspricht wieder dem bekannten Zusammenhang zwischen den einzelnen Gliedern eines Systems. Indessen sind auch für sie nicht alle genetischen Faktoren identisch. So werden die beiden Symmetriebinden durch den Geschlechtsfaktor in verschiedener Weise beeinflußt, wie sich aus dem verschiedenen Stärkeverhältnis von Proximal- und Distalbinde bei Weibchen und Männchen ergibt.

Ein besonderes Problem liegt darin, daß bei manchen zusammengesetzten Mustern verschiedene Komponenten zu einer einheitlichen Formbildung zusammengefaßt sind. Derartige Verknüpfungen zwischen verschiedenen Systemen waren schon aus der natürlichen Variabilität von *sordidata* abzulesen (HENKE 1928). So hält die Rieselzeichnung im allgemeinen einen Abstand von einigermaßen konstanter Breite von den dunklen Querbinden ein (Abb. 13e, f S. 214). Interessant sind auch die Beziehungen zwischen den beiden Hauptbinden und den Kernen (vgl. S. 216). In ihrer Stärke sind einerseits die Hauptbinden unter sich, andererseits die dunklen Binden der Kerne unter sich stets streng korreliert, während die beiden Gruppen in dieser Beziehung unabhängiger voneinander sind. Topographisch besteht aber auch zwischen Binden und Kernen ein deutlicher Zusammenhang, was auf einen übergeordneten Formbildungsfaktor schließen läßt.

Bei *cynthia* und der Mehlmotte konnten auf experimentellem Wege weitere Fälle aufgefunden werden, in denen getrennt entstehende Komponenten einer einheitlichen Formbildung unterliegen. Symmetriesystem und Ozellus von *cynthia* sind zunächst selbständige entwicklungsphysiologische Einheiten, wie schon daraus hervorgeht, daß ihr gegenseitiges Lageverhältnis bei operativ veränderten Flügelflächen ganz anders sein kann als im Normalfall. So ist z. B. bei dem Flügel Abb. 5e (S. 194) der Ozellus weit weniger als das Symmetriesystem in seiner Lage beeinflußt und dadurch ganz aus dem Zentrafeld herausgerückt. Ein Zusammenhang zwischen den beiden Systemen wird aber durch die

schwarze Zone hergestellt, die besonders am Vorderrand des Ozellus deutlich abgesetzt ist (Abb. 5a). Ihrer Lage nach gehört diese Zone ganz eindeutig dem Ozellus an, dessen innere Teile sie in konstanter Breite umgibt. Hinsichtlich der Farbbildung erweist sie sich aber als ein Glied des Symmetriesystems, denn durch Operationen, die in bestimmten Zeitpunkten während der Puppenzeit vorgenommen werden, wird eine Umfärbung aller Teile des Symmetriesystems und außerdem dieser schwarzen Zone ausgelöst, während alle anderen Musterteile, sowohl die außerhalb der Symmetriebinden gelegenen wie die inneren Zonen des Ozellus, ganz unberührt bleiben.

Bei der Mehlmotte (Abb. 16, S. 223) erwiesen sich die Symmetriebinden trotz des einheitlichen Verlaufs ihrer verschiedenen Zonen, in den Versuchen von KÜHN und v. ENGELHARDT als entwicklungsphysiologisch komplexe Gebilde. Werden die oben S. 196 geschilderten, in Abb. 6 schematisch wiedergegebenen Defektversuche mit frühzeitiger Defektsetzung an wildfarbigen Tieren ausgeführt, so erkennt man, daß durch den Ausbreitungsvorgang unmittelbar nur die weiße und die innere schwarze Zone der Symmetriebinden an ihren Platz gebracht werden. Stets tritt nämlich die weiße Zone von der Seite der Flügelmitte her an eine Defektstelle unmittelbar heran, während die äußere dunkle Zone den Defekt auf seiner dem Umfeld zugekehrten Seite umzieht. Wird andererseits die Ausbildung des Symmetriefeldes durch die Brennung völlig unterdrückt, so fallen die äußeren schwarzen Zonen der Symmetriebinden nicht mit aus, sondern sie bilden nun zusammen eine über den ganzen Ort der Symmetriezeichnung sich erstreckende Längsaderzeichnung (Abb. 16c). Diese Musterteile stellen also Bildungen des Umfeldes dar, welche von außen her der weißen Zone der Symmetriebinden angelagert werden. Durch einen Brenndefekt können sie von ihr ferngehalten werden, und andererseits scheinen sie sich bei ihrem Rückzug unter Einnahme des freigewordenen Raumes nachzuschieben. Auch bei *cynthia* stellt die äußere rote Zone der Symmetriebinden offenbar eine Bildung des Umfeldes dar.

So treten bei den Symmetriebinden ebenso wie beim Ozellus verschiedene Komponenten zusammen zur Herstellung eines strukturell einheitlichen Gebildes. Seine Zusammenfügung aus getrennt entstehenden Gliedern, wie sie hier bei dem Aufbau zusammengesetzter Muster zu verfolgen ist, bildet eines der interessantesten und zugleich eines der verbreitetsten entwicklungsphysiologischen Probleme.

9. Eine vergleichende Morphologie der Flügelzeichnung der Saturniden auf entwicklungsphysiologischer Grundlage.

Die entwicklungsphysiologische Untersuchung der Zeichnungsmuster dient in erster Linie der Behandlung allgemein-biologischer Probleme. Sie kann aber auch für die spezielle Zoologie nutzbar gemacht werden, deren Aufgabe es ist, die in der Natur vorhandene Mannigfaltigkeit der Formen und Lebensvorgänge erschöpfend zu beschreiben. Für diese Arbeit ist ein leitender Gesichtspunkt erforderlich, der nach Möglichkeit nicht von außen an die Gegenstände herangetragen werden soll, sondern sie nach den Abwandlungen einer ihnen innewohnenden Gesetzmäßigkeit ordnet.

Die spezielle Morphologie kann als einen solchen Leitfaden die Funktion der organischen Formen benutzen und ihre Ordnung nach Analogien vornehmen. Bei den Zeichnungsmustern mit ihrer Stellung auf der Grenze der Anpassungen kann eine solche Behandlung niemals vollständig durchgeführt werden. Fruchtbare ökologische Arbeit wird eigentlich nur an den extrem adaptiven Mustern geleistet, bei den übrigen muß die ökologische Behandlung sich meist auf vage Überlegungen beschränken. Als weiteres Ordnungsprinzip kommt der Homologiebegriff in seinen verschiedenen Auffassungen in Frage. Die ursprüngliche, heute vielfach wieder belebte Form, nach der letztlich die relative Lage in einem Bauplan über Homologien entscheidet, kann unmöglich noch als eine irgendwie abschließende Betrachtung gelten, da der Bauplan als solcher für uns eine reine Abstraktion ist. Eine lediglich geometrische Musterbeschreibung würde für unsere Vorstellung nichts von der Natur der Sache erfassen. Nimmt man andererseits den Homologiebegriff phylogenetisch, so fehlt es im Fall der Zeichnungsmuster bei ihrer geringen Erhaltungsfähigkeit an einer direkten Arbeitsmethode. An indirekten Methoden bleibt neben der Vergleichung der Pläne die durch die biogenetische Regel gerechtfertigte Heranziehung der Ontogenie. Aber auch die deskriptive Entwicklungsgeschichte versagt bei den Zeichnungsmustern schnell, denn es fehlt an sichtbaren embryonalen Anlagen, aus denen das Muster sich entwickelte und die sich homologisieren ließen. SPEMANN (1915) hat in seiner Darstellung der Geschichte des Homologiebegriffs gezeigt, wie in solcher Lage der Gedanke eines Rückgriffs auf die Entwicklungsphysiologie zur Bestimmung der Abstammungsverwandtschaften auftaucht, weil man von ihr eine weitere Zurückverfolgung der Anlagen erhofft, als die deskriptive Untersuchung leistet, und wie diese

Erwartung enttäuscht wird, weil die evolutionistische Vorstellung von der Ontogenie, auf der sie beruht, durch die Entwicklungsphysiologie selbst zerstört wird. Sie findet nicht etwa immer weiter zurückverfolgbare Anlagen, die schließlich durch die Fortpflanzung mit den Organen der Vorfahren direkt zusammenhängen und damit phylogenetisch eindeutig homologisierbar sein könnten, sondern sieht die Formen auf Grund von Gentätigkeiten, Induktionen und anderen Kraftwirkungen neu entstehen. Damit scheidet sie als Helferin der phylogenetischen Morphologie aus.

Die Entwicklungsphysiologie könnte aber sehr wohl selbst einen Leitfaden für eine vergleichende Morphologie abgeben, die nun statt nach Funktionen oder Abstammungsverwandtschaften nach ontogenetischen Entstehungsmechanismen geordnet ist. Der Weg dabei müßte sein, die experimentell gefundenen Ergebnisse versuchsweise zu verallgemeinern und zu prüfen, inwieweit die ermittelten Formbildungsprinzipien zur Erklärung der in einer bestimmten Gruppe überhaupt vorkommenden Formen ausreichen.

Eine solche Untersuchung, die zugleich zu neuen Fragestellungen für die experimentelle Analyse anregen kann, habe ich an der Flügelzeichnung der Saturniden durchgeführt. Die erste Frage dabei war, welchen entwicklungsphysiologischen Typen die einzelnen Mustersysteme angehören. Es ergab sich, daß die überwiegende Mehrzahl der Muster in dieser sehr mannigfaltig gezeichneten Gruppe auf eine Reihe von Feldgliederungen und Feldgrenzenmustern zurückgeführt werden kann. Daneben finden sich in ziemlich großer Verbreitung Bestäubungen, die als Simultanrhythmen aufzufassen sein dürften, und Aderzeichnungen, welche als abhängige Muster eine eigene Stellung einnehmen. Diese beiden letzten Musterarten sollen hier außer Betracht bleiben.

Der Einordnung der übrigen Muster dient die Aufstellung einer Reihe von drei Typen von Feldgrenzenmustern. Beim I. Typus besteht die Musterbildung ausschließlich in der Herstellung einer Feldgliederung. Zwei verschieden gefärbte Felder grenzen entweder mit einer scharf gezogenen Trennungslinie oder mit einer breiteren oder schmäleren Übergangszone, aber stets ohne besondere Grenzdifferenzierungen aneinander. Als Beispiel kann der Außenteil des Flügels von *Hylesia euphemia* in Abb. 18a dienen, wo ein dunkles »Saumfeld«, das den Außenrand des Flügels einnimmt, an ein basal anschließendes helleres »Randfeld«

grenzt. Beim II. Typus kommt noch ein weiteres Musterbildungsprinzip hinzu, indem auf der Grenze der heterogenen Felder eine aus einer oder mehreren verschiedenfarbigen Zonen bestehende eigene Grenzdifferenzierung gebildet wird. So bemerkt man bei der in Abb. 18b wiedergegebenen *Epiphora atbarina* f. *schultzei* eine feine dunkle Randlinie als eigene Grenzdifferenzierung zwischen Rand- und Saumfeld. Diese beiden Felder unterscheiden sich auch hier im Farbton, wobei freilich gegenüber *euphemia* die Helligkeitswerte vertauscht sind. Beim III., in Abb. 18c durch



Abb. 18. Typen von Feldgrenzenmustern. a *Hylesia euphemia* Dyar. b *Epiphora atbarina* Btlr. f. *schultzei* Auriv. c *Epiphora bauhiniae* Guér.

Epiphora bauhiniae repräsentierten Typus ist dieser Farbunterschied verschwunden. Hier hat sich also der Unterschied zwischen den beiden Feldern nur in der Ausbildung der Grenzdifferenzierung, nicht im Farbton der Felder selbst ausgewirkt, und das Feldgrenzenmuster erscheint als frei in einen homogenen Grund eingezeichnete Linie. Die Aufstellung der Typenreihe erlaubt es aber, ein solches Linienmuster als Feldgrenzenmuster abzuleiten.

Geht man nun die Muster der Saturniden planmäßig durch, so erkennt man, daß immer wieder bestimmte Feldgliederungen auftreten, von denen manche wie die Grenze zwischen Rand- und Saumfeld alle drei Typen von Feldgrenzenmustern ausbilden können. Andere, wie z. B. das in Abb. 18c durch seine weiße Farbe auffallende „Hinterrandfeld“ bilden stets nur Feldgrenzenmuster des I. Typus, wieder andere in seltenen Fällen den II., aber nie den III. Typus. Dies gilt z. B. für den bei *cynthia* (Abb. 5a S. 194) distal der schwarz-weiß-roten Außenbinde sichtbaren Außenwisch. Der meist dicht distal vom Ozellus durch das Zentraffeld verlaufende Mittelschatten, der z. B. in Abb. 20a, b (S. 233) bei *Telea polyphemus* deutlich zu erkennen ist, stellt bei den Saturniden meist ein Feldgrenzenmuster des III. Typus dar. Besonders interessant sind die Grenzbildungen des Apikalwischs, der als helles Feld in der Flügelspitze von *Epiphora bauhiniae*

(Abb. 18c) zu erkennen ist. Dieses Feld bildet hier wie auch sonst häufig basal ein Grenzmuster des I., distal aber ein Grenzmuster des II. Typus in Form einer Apikallinie. Ausnahmsweise kann diese Linie auch auf der basalen Seite des Apikalwischs erkennbar sein, woraus hervorgeht, daß es sich wirklich um eine Grenzbildung dieses Feldes handelt. Andererseits kann sie sich in einzelnen Fällen wie in Abb. 18c als Feldgrenzenmuster des III. Typus noch weiter nach hinten erstrecken als der Apikalwisch. Hier hat also das Feld, an dessen distaler Grenze die Apikallinie entsteht, nicht in seiner ganzen Erstreckung, sondern nur in seinen vorderen Teilen eine besondere Farbdifferenzierung als Apikalwisch erhalten.

Die Musterbildung beruht hiernach zum großen Teil auf der Herstellung einer Anzahl verschiedener Feldgliederungen, die sich gegenseitig überdecken. Schematisch läßt sich dies dadurch zum Ausdruck bringen, daß man, von einem vollständigen Musterschema ausgehend, ein Feld nach dem anderen abbaut und damit das Muster schrittweise vereinfacht. Dies ist in Abb. 19 durchgeführt, wobei die Reihenfolge, in der die Felder fortgelassen sind, zunächst nur mit dem Ziel möglichst guter Übersichtlichkeit gewählt ist. Im Idealfall könnte eine solche Bildfolge in umgekehrter Reihe ontogenetische Stadien darstellen und die zunehmende Erfüllung des Flügels mit Feldern, die in bestimmter Weise determiniert sind, wiedergeben. In Abb. 19a ist bereits eine gewisse Vereinfachung vorgenommen, indem außer den Längsaderzeichnungen auch diejenigen Feldarten, welche niemals besondere Grenzdifferenzierungen bilden, nicht mit aufgenommen sind. In b ist das Musterfeld fortgelassen, das die Discoidalader umgibt, und außerdem das in der proximalen Hälfte des Zentralfeldes angenommene Mittelschattenfeld, an dessen distalem Rand der Mittelschatten liegt. Der gesamte Raum zwischen den Symmetriebinden stellt jetzt Zentralfeld dar. Als nächster Schritt ist das zentrale Symmetriesystem fortgenommen, also das Zentralfeld mit den Symmetriebinden, und zugleich die beiden diese Binden begleitenden Felder, der Wurzel- und der Außenwisch. Außerdem ist der Apikalwisch mit der Apikallinie beseitigt. Hierdurch ist nun das Umfeld, das durch das Symmetriesystem in Wurzel- und Außenfeld geteilt wurde, als einheitliches Feld freigelegt (Abb. 19c). Distal grenzt es an das Randfeld, von dem es durch eine besondere Grenzdifferenzierung, den vielfach mehrzonigen Außenfeldrand abgetrennt sein kann. Viel-

leicht dürfen auch die vorgelagerten unechten Randflecken der Attacinen, von denen oben S. 210 die Rede war, als Glieder des Außenfeldrandes betrachtet werden. Basal reicht das Umfeld bei den Saturniden meist bis zur Flügelwurzel, doch kann hier auch noch eine Grenze gegen ein dem Randfeld entsprechendes Basalfeld liegen. Dieser Fall ist im Schema angenommen. Ist

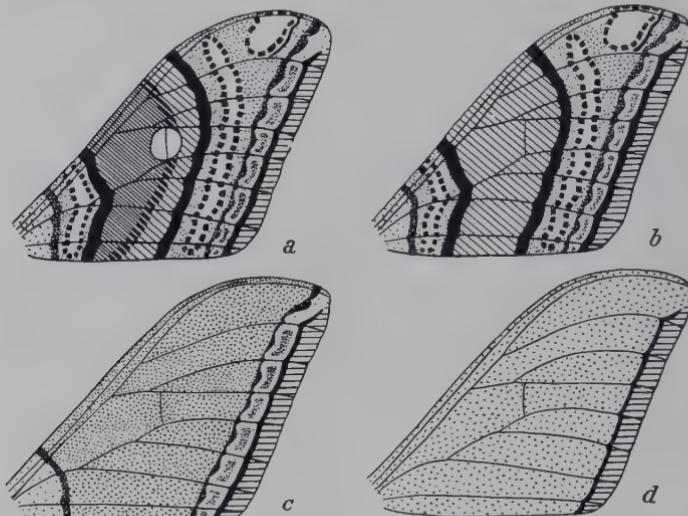


Abb. 19. a Die Zeichnungssysteme im Flügelmuster der Saturniden. Weiß, fein gerändert: Discoidaladerzeichnung. Schräg dicht schraffiert mit schräg unterbrochenem schwarzen Rand: Mittelschattenfeld mit Mittelschatten. Locker schräg schraffiert mit breitem, schwarzem Rand: Zentrafeld mit Symmetriesystem; Weiß mit durchbrochenem schwarzen Rand, beiderseits des zentralen Symmetriesystems: Wurzel- und Außenwisch. Weiß mit durchbrochenem Rand, in der Flügelspitze: Apikalwisch, distal begrenzt von der Apikallinie. Mittelstark punktiert mit schwarzem, hell punktiertem Rand: Umfeld mit Umfeldrand, im vollständigen Muster in Wurzel- und Außenfeld getrennt. Dicht punktiert: Unechte Randflecken. Locker punktiert: Grundfeld, im vollständigen Muster in Basal- und Randfeld getrennt. Horizontal schraffiert: 1. Saumfeld. Schwarze Linie im Außenfeld des Flügels: 1. Randlinie, Grenze zwischen Rand- und Saumfeld. — Das 2. Saumfeld, die nur Feldgrenzmuster des I. Typus bildenden Felderungen, die abhängigen Zeichnungen und die Simultanrhythmen sind nicht berücksichtigt. b-d: fortschreitender Abbau des Musters durch Fortlassen einzelner Felder.

zwischen Basal- und Wurzelfeld eine eigene Grenzdifferenzierung ausgebildet, so erscheint sie als Symmetriepartner des Außenfeldrandes. Nimmt man nun wie in Abb. 19d das Umfeld mit seinen Grenzbildungen fort, so treten Basal- und Randfeld zu einem einheitlichen Grundfeld zusammen, und es bleiben nur noch Randmuster übrig. Am konstantesten ist die 1. Randlinie, welche als Grenzbildung zwischen Randfeld und Saumfeld angesehen werden kann und in dem Schema Abb. 19 allein berücksichtigt ist. Manchmal treten innerhalb dieses Saumfeldes noch weitere Differenzierungen auf, welche auf seine Zerlegung in

zwei als 1. und 2. Saumfeld bezeichnete Teilstufen zurückgeführt werden können, wobei zwischen beiden noch eine 2. Randlinie auftreten kann. In vielen Fällen wird aber in dem engen Randgebiet die Unterscheidung zwischen Feldern und Feldgrenzenmustern unsicher. Randlinien und Saumfelder können durch Zerlegung an den Aderdurchtrittstellen Zwischenaderrandflecken bilden, ähnlich den mit dem Außenfeldrand in Beziehung stehenden unechten Randflecken.

Ein Blick auf das Nymphalidenschema Abb. 15 (S. 222), besonders in der Fassung von SÜFFERT, läßt erwarten, daß auch in anderen Schmetterlingsfamilien die Systemgliederung des



Abb. 20. Zusammensetzung von Feldgrenzenmustern verschiedener Systeme. a, b Scheinsymmetrie bei *Telea polyphemus* Cr., a subsp. *aurelia* Drury; c *Caligula boisduvali* Erschoff.

Musters weitgehend auf das Bestehen verschiedener Feldgliederungen zurückzuführen ist. Es ist wohl anzunehmen, daß SÜFFERT eine solche Vorstellung bei dem Entwurf seines Schemas vorgeschwobt hat.

Verfolgt man nun die einzelnen Feldgrenzenmuster durch die verschiedenen Gattungen und Arten der Saturniden, so wird man bald auf ein weiteres, neben der Ausbildung verschiedener Zeichnungssysteme die Musterbildung beherrschendes Prinzip geführt. Bei manchen Formen findet man verschiedene sonst räumlich getrennte Feldgrenzenmuster einander soweit genähert, daß sie dicht benachbart streng parallel zueinander verlaufen oder gar eines von beiden durch das andere ganz verdeckt wird. So ist bei der mexikanischen Subspecies *aurelia* von *Telea polyphemus* (Abb. 20a) die Distalbinde des Symmetriesystems dicht an den Außenfeldrand herangerückt. Zugleich ist sie im Vergleich zu der Proximalbinde sehr schwach und unauffällig ausgebildet, während der Außenfeldrand kräftig hervortritt. Bei der Stammform (Abb. 20b) ist sogar die Distalbinde entweder spurlos, oder bis auf ganz schwache Andeutungen verschwunden. Diese eigentümliche Unterdrückung eines Musterteils am Ort oder in un-

mittelbarer Nähe eines anderen führt bei *polyphemus* zu einer Scheinsymmetrie zwischen Außenfeldrand und Proximalbinde des Symmetriesystems, dadurch, daß diese beiden Musterteile habituell einander ähnlich sind. Einen Hinweis auf das Vorliegen besonderer Verhältnisse in diesem Fall bildet die ungewöhnliche Lage der als Distalbinde des Symmetriesystems erscheinenden Bildung im Außenteil des Flügels. Eine völlig entsprechende Scheinsymmetrie, die ebenfalls durch Übergänge glatt aufzulösen ist, kommt in der Gattung *Antheraea* vor. Bedingung für ihr Zustandekommen ist neben der äußeren Ähnlichkeit der beteiligten, zu verschiedenen Feldgliederungen gehörenden Feldgrenzenmuster die Verschiebung der Distalbinde des Symmetriesystems von ihrem typischen Platz an den von dem Außenfeldrand besetzten Ort.

Eine starke Annäherung und streng paralleler Verlauf von Distalbinde des Symmetriesystems und Außenfeldrand finden sich auch bei *Neoris huttoni*. Bei *Caligula boisduvali* (Abb. 20c) ist das gleiche der Fall, die kräftig hervortretende Binde im Außen- teil des Flügels stellt hier nicht etwa den Außenfeldrand, sondern eine Randlinie dar. Der Außenfeldrand läuft gemeinsam mit der Distalbinde von der Flügelspitze in der Richtung auf den Ozellus. Im hinteren Flügelteil sind beide Elemente so stark nach basalwärts verlagert, daß das Zentralfeld erheblich eingeengt wird. Hier läuft nun der Mittelschatten in die Distalbinde des Symmetriesystems ein, so daß jetzt drei verschiedene Feldgrenzenmuster teils über-, teils dicht nebeneinander liegen.

Auch im Gebiet der Proximalbinde des Symmetriesystems kommt offenbar eine solche Zusammenlagerung verschiedener Musterteile vor. So läßt sich durch vergleichende Betrachtung wahrscheinlich machen, daß eine dem Mittelschatten entsprechende Feldgrenze, welche das Mittelschattenfeld nach proximalwärts abschließt, wenigstens in manchen Fällen am Ort der Proximalbinde des Symmetriesystems liegt, wie es in dem Schema Abb. 19 bereits angenommen wurde.

Betrachtet man die Gesamtheit solcher Fälle, so entsteht der Eindruck, daß die Zusammenlagerung von verschiedenen Feldgrenzenmustern nicht völlig willkürlich an jeder beliebigen Stelle des Flügels gleich häufig eintritt, sondern daß sie, ebenso wie auch für die Lage der einzelnen Feldgrenzenmuster bestimmte Flügelzonen bevorzugt werden, besonders häufig in diesen für die einzelnen Musterarten besonders disponierten Flügelgebieten stattfindet. So begegnen sich bei *Telea* oder *Antheraea* Distalbinde

und Außenfeldrand nicht etwa auf halbem Wege, sondern die Distalbinde gerät an den Platz des Außenfeldrandes. Bei *Caligula boisdurvali* erreichen diese beiden Grenzmuster den Platz des Mittelschattens. Die Gesetzmäßigkeit in der Lagerung der einzelnen Feldgrenzenmuster gemeinsam mit der Tatsache, daß diese bevorzugten Plätze auch bei der Zusammenlagerung von Mustern beibehalten werden, führt zu dem Schluß, daß im Flügel bestimmte Musterörter vorgebildet sind,

welche zur Aufnahme von

Feldgrenzenmustern bes-

sonders geeignet sind.

Abb. 21 zeigt ein Schema des Flügels mit diesen Musterörtern, welche nach den Musterarten benannt werden können, die sie im typischen Fall besetzen. Am Musterort der Proximalbinde (1) kann auch die basale Grenze des Mittelschattenfeldes liegen, am Ort des Mittelschattens (2) die Distalbinde und der Außenfeldrand. Der Musterort der Distalbinde (3) nimmt häufig auch den Außenfeldrand oder

den Mittelschatten auf, der des Außenfeldrandes (4) die Distalbinde. Schließlich findet sich noch in der Flügelspitze ein Musterort (5), der im typischen Fall von der Apikallinie, häufig aber außerdem oder auch allein vom Außenfeldrand besetzt wird.

Die Vorstellung von Musterörtern, die sich hier aus der vergleichenden Betrachtung ergibt, wurde inzwischen für das zentrale Symmetriesystem der Mehlmotte, wie oben S. 207 ff. geschildert, auch schon experimentell gestützt. Die Versuchsergebnisse an der Mehlotte lassen erkennen, daß dieser Begriff nicht rein formalen Charakter hat, sondern Entwicklungsfaktoren bezeichnet. Nun steht für das zentrale Symmetriesystem die Determination durch einen in der Zeit fortschreitenden Ausbreitungsvorgang fest. Dann bildet aber der Umstand, daß Symmetriebinden und andere Feldgrenzenmuster häufig die gleichen Musterörter besetzen, ein Argument dafür, daß auch diese anderen Feldgrenzen durch Ausbreitungsvorgänge an ihren Platz gebracht werden. Jedenfalls ist es die einfachste Vorstellung,

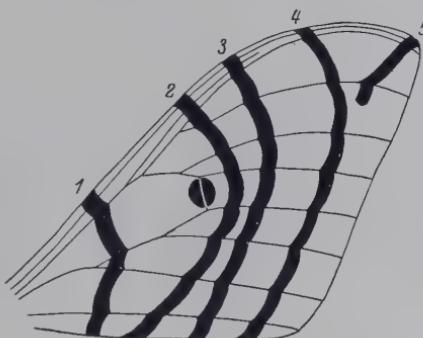


Abb. 21. Schema der Musterörter für die Flügelzeichnung der Saturniden.
1—5 Musterörter für Feldgrenzenmuster:
1 Ort der Proximalbinde, 2 des Mittelschattens, 3 der Distalbinde, 4 des Außenfeldrandes, 5 der Apikallinie; ferner in der Mitte des Flügels der Musterort der Discoidaladerzeichnung.

daß der Mechanismus, durch den der Musterort auf verschiedene Feldgrenzenmuster einwirkt, der gleiche ist.

Die Annahme von Auffanglinien, welche in der Flügelstruktur vorgebildet sind und auf verschiedene Ausbreitungsfelder wirken können, würde auch die eigenartige von SCHWANWITSCH (1925, 1928) als Pierellisation bezeichnete Form von Verwerfungen verständlich machen, an Hand deren er als erster diese Erscheinungen beschrieben hat. In Abb. 22 ist sie in einem von SCHWANWITSCH gegebenen Schema dargestellt. Sie besteht darin,

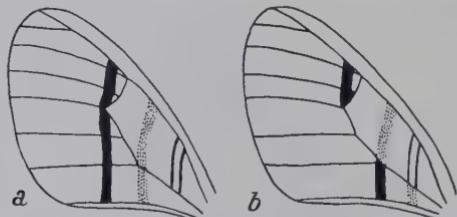


Abb. 22. Pierellisation des Bindenmusters in der Gattung *Pierella*. a typisches Muster; b Bildung komplexer Binden infolge von Verwerfungen (= Picrellisation).

Schematisch, nach SCHWANWITSCH.

gesetzten Binden dürfte dadurch zustande kommen, daß ein und derselbe Musterort in verschiedenen Flügelzellen verschiedene Feldgrenzen aufnimmt.

Neben den genannten Musterörtern bildet auch die Discoidalquerader einen Ort für verschiedene Musterbildungen. Hierbei handelt es sich aber nicht um einen Ort für Feldgrenzenmuster, sondern für verschiedene Feldbildungen, deren entwicklungsphysiologischer Charakter offenbar verschieden ist. Unter den Discoidaladerzeichnungen lassen sich mindestens zwei in ihren entwicklungsphysiologischen Beziehungen zu den Längsadern verschiedene Musterarten unterscheiden. Die erste Gruppe hat den Charakter von Ozellen mit in der Regel glasigem oder weißem Zentrum. Werden diese Ozellen wie bei der in Abb. 23a wiedergegebenen *Copaxa multifenestrata* vervielfacht, so nehmen die Einzelteile die Plätze zwischen den Längsadern ein. Die Muster der zweiten Gruppe können als Discoidaladerflecken bezeichnet werden. Ihnen fehlt die typische Ozellenform, und bei einer Zerteilung zerfallen sie in Einzelemente, die auf den Adern liegen. In Abb. 23b ist *Hyperchiria nausica* als Beispiel für einen solchen Fall dargestellt. Manchmal finden sich schließlich zentrisch gebaute Discoidaladerzeichnungen, deren innere Teile typisch den

daß Teile von Binden, die im typischen Fall gerade über den Flügel laufen, so gegeneinander verworfen werden, daß wieder äußerlich einheitliche, aber aus verschiedenen Komponenten zusammengesetzte Binden entstehen. Die Einheitlichkeit dieser zusammen-

Charakter von Ozellen haben, während die äußeren sich auf den Längsadern hinziehen und darin an den Zerteilungsmodus der Discoidaladerflecken erinnern. Ein solcher Fall findet sich z. B. bei *Antheraea larissa* (Abb. 23c). Da nun bei *Philosamia cynthia* bereits experimentell festgestellt wurde, daß die in ihrem Aufbau scheinbar einheitliche Discoidaladerzeichnung aus entwicklungsphysiologisch verschiedenen sich verhaltenden Komponenten bestehen kann, ist auch in diesen Fällen offenbar anzunehmen, daß der Musterort an der Discoidalader gemeinsam von ver-



Abb. 23. Typen von Discoidaladerzeichnungen. a *Copaxa multifenestrata* H. Sch. f. *flavescens* Draudt; b *Hyperchiria nausica* Cr. f. *azteca* Draudt; c *Antheraea larissa* Westw.

schiedenen Mustern eingenommen werden kann. Ist der Platz durch einen typischen Ozellus besetzt, so kann die zweite, discoidaladerfleckenartige Bildung sich als äußere Zone an ihn anschließen.

Es leuchtet ein, daß in solchen Fällen eine planmäßige Beschreibung, welche die bestehenden Unterschiede vollständig erfasst, nur auf entwicklungsphysiologischer Grundlage möglich ist. Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den verschiedenen Discoidaladerzeichnungen sind selbstverständlich ganz unbestimmt. Werden die Homologien nach der Lage im Bauplan bestimmt, so wären die verschiedenen Formen der Discoidaladerzeichnung homolog zu nennen, während sie nach ihrem entwicklungsphysiologischen Verhalten noch in verschiedene Typen geordnet werden können und sogar bei der Zeichnung der einzelnen Arten Komponenten verschiedener Herkunft unterscheidbar sind.

Das Aufsuchen der verschiedenen Musterörter und ihrer Beziehungen zu den einzelnen Zeichnungssystemen bildet also eine eigene Aufgabe für die morphologische Behandlung der Muster neben der Analyse der Systemgliederung. Zugleich bilden die Determination, die Natur und Wirkungsweise der Musterörter einen Untersuchungsgegenstand für die experimentelle Analyse. Ein drittes Haupt-

gebiet der vergleichenden Mustermorphologie, das hier nur noch genannt, aber nicht mehr näher behandelt werden kann, obgleich zu seiner entwicklungsphysiologischen Behandlung ebenfalls bereits der Grund gelegt ist, bilden die verschiedenen Ausgestaltungen der Feldgrenzenmuster als einfache oder aus mehreren Zonen zusammengesetzte Binden oder Streifen.

Die Analyse der zusammengesetzten Muster wurde bisher hauptsächlich an solchen Mustern demonstriert, bei denen ein adaptiver Charakter sich mindestens nicht unmittelbar aufdrängt, weil anzunehmen ist, daß hier die einfachsten Verhältnisse vorliegen. Geht man dann zu den ausgesprochen adaptiven Mustern über, so ist zu fragen, welche Abwandlungen und Ergänzungen die als gültig erkannten Prinzipien erfahren. Experimentelle Arbeiten fehlen in diesem Gebiet noch ganz, so daß nur auf einige Hauptprobleme kurz hingewiesen werden kann.

Sehr verbreitet sind bei den Saturniden Blattnachahmungen. Sie sind zwar im allgemeinen sehr viel weniger kompliziert als der von SÜFFERT (1927) analysierte Fall von *Kallima*, bieten aber dadurch ein besonderes Interesse, daß der gleiche Eindruck, nämlich das Bild einer Blattmittelrippe, immer wieder auf anderen Wegen erreicht wird. In den Schemata der Abb. 24 ist dies dadurch kenntlich, daß die Blattrippe entsprechend ihrer wechselnden Systemzugehörigkeit in verschiedenen der in dem Typusschema Abb. 19 (S. 232) eingeführten Signaturen erscheint. Bei der in Abb. 24a wiedergegebenen *Copaxa decrescens* f. *purpurascens* wird sie durch den Außenfeldrand des Vorderflügels und die ihn fortsetzende Proximalbinde des Hinterflügels dargestellt. Bei *Automeris melanops* (Abb. 24b) bildet die Distalbinde des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel ein ganz entsprechendes Muster. Der Hinterflügel ist hier an dem Bild der Blattrippe nicht beteiligt. Bei *Solus drepanoides* (Abb. 24c) trägt der Vorderflügel an derselben Stelle wie in den früheren Fällen noch einmal eine gleich aussehende Linie, die aber diesmal aus Distalbinde und Außenfeldrand zusammengesetzt ist. Am Hinterflügel ist es wieder die Proximalbinde, welche das Vorderflügelmuster fortsetzt. Bei *Pselaphelia gemmifera* (Abb. 24d) bilden Distalbinde des Vorderflügels und Mittelschatten des Hinterflügels eine scharf gezogene Gerade, die wieder ungefähr am gleichen Platz liegt wie bisher. Auf der Oberseite von *Oxytenis modestia* (Abb. 24e) ist es auch am Vorderflügel wie am Hinterflügel eine das Zentrfeld unterteilende, vermutlich einen Mittelschatten darstellende Bildung,

welche die immer gleich wiederkehrende Linie bildet. Auf der Unterseite (Abb. 24f) findet sich die Gerade hier nur am Vorderflügel, und zwar besteht sie nun aus der Distalbinde des Sym-

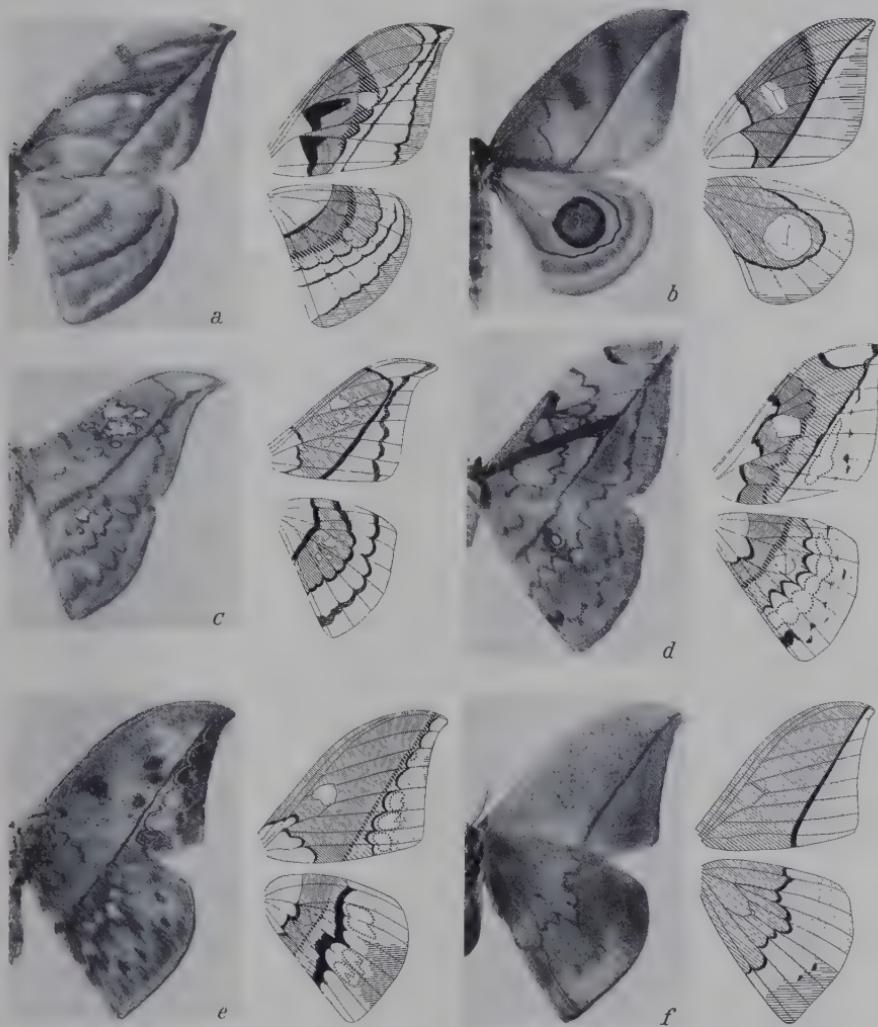


Abb. 24. Konvergenzen in der Ausbildung der Blattrippe bei Blattschmetterlingen.
a *Copaxa descrescens* Walk. f. *purpurascens*; b *Automeris melanops* Walk.; c *Solus drepanoides* Moore; d *Pselaphelia gemmifera* Butl.; e, f *Oxytenis modestia* Cr.; e Oberseite,
f Unterseite.

metriesystems. Die folgende Zusammenstellung zeigt noch einmal im Überblick, welche Zeichnungssysteme auf den einzelnen Flügeln der verschiedenen Arten jeweils die Blattrippe stellen:

	Vorderflügel	Hinterflügel
a) <i>Copaxa decrescens</i>	Außenfeldrand	Proximalbinde
b) <i>Automeris melanops</i>	Distalbinde	—
c) <i>Solus drepanoides</i>	Außenfeldrand + Distalbinde	Proximalbinde
d) <i>Pselaphelia gemmifera</i>	Distalbinde	Mittelschatten
e) <i>Oxytenis modestia</i> (Oberseite)	Mittelschatten	Mittelschatten
f) <i>Oxytenis modestia</i> (Unterseite)	Distalbinde	—

Offenbar handelt es sich hier um eine ganze Reihe von Analogien, die bei phylogenetischer Betrachtung als Konvergenzbildung erscheinen. Entwicklungsphysiologisch könnte die Erscheinung darauf beruhen, daß in allen Fällen ein bestimmter Musterort von ungewöhnlicher, aber wie die Ansammlung von Feldgrenzenmustern in Abb. 20c (S. 233) zeigt, auch sonst gelegentlich vorkommender Lage geschaffen wird, und daß dieser Ort dann bei den verschiedenen Formen durch Grenzmuster verschiedener Systeme besetzt wird.

In einigen der geschilderten Fälle wirken ähnlich wie bei *Kallima* noch andere Mustersysteme zu dem Gesamteindruck eines gerippten Blattes mit, so bei *gemmifera* (d) und *decrescens* (a) Längsaderzeichnungen, die im Schema nicht berücksichtigt sind, bei der letzten vielleicht auch noch der Außenfeldrand des Hinterflügels. Bei *melanops* (b) bilden Mittelschatten, Discoidaladerzeichnung und Innenbinde eine Gruppe gleichgerichteter Elemente. Sie schneiden die Hauptrippe unter dem gleichen, zum Bild von Seitenrippen passenden Winkel wie die Längsaderzeichnung des Vorderflügels von *decrescens*, aber in anderer Richtung, so daß Blattspitze und Stiel in beiden Fällen vertauscht erscheinen. In all diesen Fällen ebenso wie bei der einheitlichen Wirkung des Musters von Vorder- und Hinterflügel, liegt das von SÜFFERT (1925) gekennzeichnete Prinzip der Totalzeichnung vor, bei der im allgemeinen unabhängige Elemente räumlich so geordnet sind, daß eine einheitliche optische Wirkung zustande kommt.'

Ein verwandtes Problem auf dem Gebiet der Farbbildungen bietet das Muster von *Gamelia auletes* (Abb. 25). Hier zeigen die Feldgrenzenmuster von drei verschiedenen Systemen, die in der Regel farbig verschieden ausgebildet sind, die gleiche Abschattierung, so daß das Bild eines betauten Blattes entsteht. Die Proximalbinde des Symmetriesystems und der Außenfeldrand er-

wecken durch ihre übereinstimmende schwarz-weiße Zonen-gliederung den Eindruck von Reihen größerer an den Blatträndern zusammenlaufender Tropfen. Die Distalbinde des Symmetriesystems tritt stark zurück und ist an dem Gesamtbild nur wenig beteiligt, wohl aber die Discoidaladerzeichnung, deren äußere schwarz-weiße Teile in der oben für manche Discoidalflecken geschilderten Weise vervielfältigt sind und zahlreiche auf den Längs-adern ausgestreute kreisrunde Flecken mit schwarzem Zentrum und weißem Rand bilden.

Gegenüber der schon oben S. 226 f. behandelten rein struk-turellen Zusammenfügung getrennt entstehender Elemente, wie

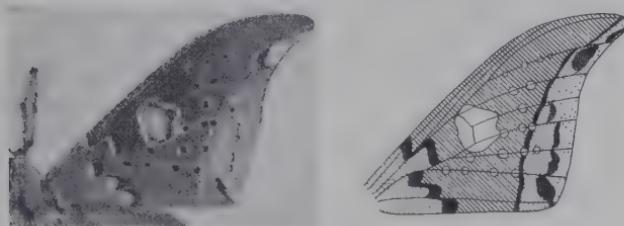


Abb. 25. Zusammenwirken verschiedener Systeme zum Bilde eines betauten Blattes bei *Gamelia auletes* H. Sch.

sie bei der Entstehung mancher mehrzoniger zentrischer Muster vorliegt, handelt es sich hier um eine die Formbildung oder die Farbildung betreffende funktionelle Zusammenordnung verschiedener Zeichnungssysteme. Dies Phä-nomen scheint zunächst über den Rahmen der entwicklungs-physiologischen Behandlungsmöglichkeiten überhaupt hinauszugehen, und in dieser Annahme wird man geneigt sein, solche Fälle geradezu als Kriterium für die Wirksamkeit anderer, in der Phylo-genie wirkender Faktoren anzunehmen, welche einen komplexen Anpassungscharakter schrittweise aufgebaut haben. Vielleicht liegen aber die Verhältnisse manchmal in Wahrheit doch ein-facher, als es auf den ersten Blick scheint, und es lassen sich ein-zelne einfache entwicklungsphysiologische Faktoren finden, welche die Vereinheitlichung bewirken. Die Tatsache, daß die Symmetrie-zeichnung der Flügel sich als ein Glied einer einheitlich die ganze Körperoberfläche bedeckenden Musterung herausgestellt hat, bildet einen Hinweis auf die Möglichkeit, daß eine einfache Variation nur eines Entwicklungsfaktors die Topographie ganz getrennt scheinen-der Musterteile zugleich verändert. Bei der farbigen Koordination verschiedener Systeme könnte wie bei den Scheinsymmetrien, bei

denen nichts für eine ökologische Bedeutung spricht, ein einfacher chemischer Vereinheitlichungsprozeß vorliegen.

Schließlich bleiben aber doch Koordinationen übrig, die sich der entwicklungsphysiologischen Betrachtung ganz zu entziehen scheinen. In einigen der hier geschilderten Fälle wird der Eindruck eines natürlichen Blattes durch verschiedene Varianten in der Ausbildung der Discoidaladerzeichnung ergänzt. Bei *auletes* (Abb. 25) dürfte das nicht vervielfältigte Zentrum dieses Muster- teils in der freien Natur einem Häufchen Vogelkot ähneln. Bei *modestia* (Abb. 24e) täuscht der Discoidalfleck gemeinsam mit einer Flucht anderer im Schema nicht berücksichtigter Elemente im Zentralfeld den Eindruck von Moderflecken vor, und bei *drepanoides* (Abb. 24c) erweckt der als Zwischenaderzeichnung regellos vervielfältigte Ozellus den Eindruck der Fraßspur einer blattminzierenden Raupe. Hier ist ein entwicklungsphysiologischer Zusammenhang zwischen den verschiedenen Komponenten eines ökologisch einheitlich zur Täuschung der Verfolger wirkenden Musters nicht einmal mehr zu vermuten, und damit ist die Grenze der entwicklungsphysiologischen Betrachtung erreicht.

Diskussion: Prof. KÜHN, Prof. HARTMANN, Geh.-Rat SPEMANN.

Literatur:

DEMERECK, M., Behaviour of two mutable genes of *Delphinium ajacis*. J. Genetics **24** (1931) 179–193. — FELDOTTI, W., Sensible Perioden des Flügelmusters bei *Ephestia Kühniella* Zeller. Roux' Arch. Entwmech. **128** (1933) 299–341. — GEBHARDT, F. A. M. W., Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschläge in Kolloiden. Vhdl. Dt. Zool. Ges. 22. Jahresverslg. Halle 1912, 179–204. — GOLDSCHMIDT, R., Physiologische Theorie der Vererbung. Springer. Berlin 1927. — GOLDSCHMIDT, R. u. KATSUKI, K., Vierte Mitteilung über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori* L. Biol. Zbl. **51** (1931). — HÄCKER, V., Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena 1918. — HARDESTY, MARY, The feather of the guinea fowl and a mathematical theory of individual feather patterns. J. exp. Zool. **66** (1933) 53–87. — HECK, H., Bastarde. Das Tier und wir. Nr. 2, 1931. — HENKE, K., Die Färbung und Zeichnung der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus* L.) und ihre experimentelle Beeinflußbarkeit. Z. vgl. Physiol. **1** (1924). — Ders., Über die Variabilität des Flügelmusters bei *Larentia sordidata* F. und einigen anderen Schmetterlingen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **12** (1928). — Ders., Untersuchungen an *Philosamia cynthia* Drury zur Entwicklungsphysiologie des Zeichnungsmusters auf dem Schmetterlingsflügel. Roux' Arch. **128** (1933a). — Ders., Zur vergleichenden Morphologie des zentralen Symmetrie auf dem Schmetterlingsflügel. Biol. Zbl. **53** (1933b). — Ders., Zur Morphologie und Entwicklungsphysiologie der Tierzeichnungen. Naturwiss. **21** (1933c) 633–690. — HIRATA, M., Physical investigation on the origin of coloured patches of some kidney-beans, *Phaseolus vulgaris* L. Sci. Pap. Inst. physic. chem. Res. **26** (1935) 122–135. — HOLMES, A., The pattern and symmetry of adult plumage units in relation to the order and locus of origin of the embryonic feather papillae. Amer. J. Anat. **56** (1935). — HÜGEL, E., Über das genetische Verhalten der weißen Distalbinde und ihre genetischen Korrelationen zu anderen Merkmalen auf dem Vorderflügel der Mehlmotte *Ephestia Kuehniella* Zeller. Roux' Arch. **130** (1933)

202–242. — JUHN, MARY A. FRAPS, R. M., Pattern analysis in plumage. IV. Order of asymmetry in the breast tracts. Proc. Soc. exp. Biol. Med. **31** (1934) 1187–1190. — KATSUKI, K., Untersuchungen über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori* L. I. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. **44** (1927). — KLEMOLA, V., Über die Morphologie und Vererbung der dominanten und der rezessiven Scheckung, sowie der Glasäugigkeit beim Pferde. Zs. Züchtung (B) **20** (1930). — KÖHLER, W. U. FELDOTTI, W., Die sensiblen Perioden des Flügelmusters und der Zeichnungselemente von *Vanessa urticae*. Ver. Schweiz. naturforsch. Ges. 115. Jahresvers. Zürich 1934, 370–372. — KRIEG, H., Streifung und Stromung. Versuch einer kausalen Begriffsbestimmung einiger Grundelemente der Säugetierzeichnung. Roux' Arch. **51** (1922a) 24–32. — Ders., Die Prinzipien der Streifenzeichnung bei den Säugetieren, abgeleitet aus Untersuchungen bei den Einhufern. Vortr. u. Aufs. üb. Entwmech. Org. hersg. v. Roux 1922b, H. 30. — Ders., Scheckungsformen argentinischer Pferde. Zs. indukt. Abstl. **34** (1924). — KÜHN, A., Über die Änderung des Zeichnungsmusters von Schmetterlingen durch Temperaturreize und das Grundschema der Nymphalidenzeichnung. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. **1926**, 120–141. — KÜHN, A. U. V. ENGELHARDT, MELITTA, Über die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von *Ephestia kuehniella* Zeller. Roux' Arch. Entwmech. **130** (1933) 660–703. — KÜHN, A. U. HENKE, K., Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia Kuehniella* Zeller. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1929**, H. 1 u. **1932**, H. 2. — KÜSTER, E., Über die Zeichnungen der Blätter und Blüten. Fortschr. d. naturwiss. Forschung **12**, H. 2 Berlin u. Wien (1926). — Ders., Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Beitr. z. entwicklungsmech. Anat. d. Pflanzen H. 1. Jena. 1. A. (1913); 2. A. (1931). — KUHN, O., Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder. Roux' Arch. **127** (1932). — KUHN, O. U. J., Über die Scheckung der Haustaube. Biol. Zbl. **46** (1926). — LANDAUER, W., Studies on the plumage of the silver spangled fowl. III. The symmetry conditions of the spangled pattern. Bull. No. 163, Storrs Agr. Exp. Stat. (1930). — LANG, A., Vererbungswissenschaftliche Miszellen. Z. indukt. Abstl. **8** (1912). — LILLIE, F. R. U. JUHN, M., The physiology of development of feathers. I. Growth-rate and pattern in the individual feather. Physiol. Zool. **5** (1932). — MAGNUSSSEN, KARIN, Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Schmetterlingsflügels. Roux' Arch. Entwmech. **128** (1933) 447–479. — MONTALENTI, G., A physiological analysis of the barred pattern in Plymouth Rock feathers. J. exp. Zool. **69** (1934). — SCHLÖSSER, L. A., Die experimentelle Herstellung einer perauraea-grünen Perikinalchimäre und ihre Bedeutung für das Determinationsproblem. Zs. indukt. Abstl. **68** (1935). — SCHMUCKER, T., Über eine Ophrys-Population aus Kreta. Beih. Bot. Ctbl. **53** (1935) Abt. A. — SCHRÖDER, H., Untersuchungen über die Beeinflussung des Blütenfarbmusters von *Petunia hybrida grandiflora* hort. Jahrb. wiss. Bot. **79** (1934). — SCHWANWITSCH, B. N., On the ground-plan of wing-pattern in Nymphalids and certain other families of the *Rhopalocerous Lepidoptera*. Proc. Zool. Soc. London. 1924. — Ders., On a remarkable dislocation on the components of the wing-pattern in the Satyrid genus, Pierella. Entomologist **58** (1925). — Ders., Pierellisation of stripes in the wingpattern of the genus *Rhaphicera* Btl. (*Lepidoptera, Satyridae*). Z. Morph. Ökol. Tiere **11** (1928). — Ders., Two schemes of the wing-pattern of butterflies. Zs. Morph. Ökol. Tiere **14** (1929). — Ders., Evolution of the wing-pattern in palaeartic Satyridae. II. Genus Melanargia. Zs. Morph. Ökol. Tiere **21** (1931). — SCHWANWITSCH, B. N. A. SOKOLOV, G. N., On the wing-pattern of the genus *Lethe* (*Lepidoptera, Satyridae*). Acta Zool. **15** (1934). — SPEMANN, H., Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Kultur der Gegenwart **3** (1915). — STROHL, J. U. KÖHLER, W., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsphysiologie der Flügelzeichnung bei der Mehlmotte. Vhdl. Schweiz. Naturforsch. Ges. Zürich 1934. — SÜFFERT, F., Geheime Gesetzmäßigkeiten in der Zeichnung der Schmetterlinge. Rev. suisse Zool. **32** (1925). — Ders., »Briefliche Darstellung« in dem Aufsatz von A. KÜHN. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen **1926**, S. 136. — Ders., Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung. Vort. Mittlg. Biol. Zbl. **47** (1927). — Ders., Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung. Roux' Arch. Entwmech. **120** (1929). —

TENENBAUM, E., Zur Vererbung des Zeichnungsmusters von *Epilachna chrysomelina* F. Biol. Zbl. **53** (1933). — TERADA, T., Crack and life (japanisch). Bull. Inst. physic. chemical research **13** (1934). — TERADA, T. u. WATANABE, T., On the modes of fracture of a layer of powder mass. Proc. Imp. Acad. (of Japan) **10** (1934). — WEISS, P., Die Spannungsverteilung im Medium bestimmt die Wachstumsrichtungen der Zellen. Vhdl. Dt. Zool. Ges. München 1928. Zool. Anz. **3**. Suppl.-Bd. — WHITING, P. W., Genetic studies on the mediterranean flour-moth *Ephestia Kuehniella* Zeller. J. exp. Zool. **28** (1919).

Seite 200, 23. Zeile von oben ließ: Einzelfeder statt Einzelfelder.

31. Herr Dr. ERICH MENNER (Zool. Inst. Halle a. S.):

Der Pecten im Auge der Vögel. Ergebnisse über seinen histologischen Bau und seine physiologische Bedeutung.

In den 260 Jahren, die seit der Entdeckung des Pecten durch PERAULT vergangen sind, ist eine sehr umfangreiche Literatur über dieses Organ erschienen, die aber eine völlige Klärung aller Fragen nach nicht gebracht hat. Beziiglich der Entwicklungs geschichte des Pecten ist nach vielen Meinungsverschiedenheiten eine Klärung dahin erbracht worden, daß nur die innersten Schichten des inneren Augenbecherblattes das Material zur ersten Anlage liefern, also nur das Ectoderm daran beteiligt ist. Erst später wachsen in das so gebildete Grundgewebe mesodermale Elemente ein in Form von Blutgefäßen, die ihren Weg durch den N. o. nehmen.

Der voll entwickelte Pecten erhebt sich über der — bei Vögeln langgestreckten — Papilla nervi optici in den Glaskörper und reicht über die Sehnervenpapille in der Breite wenig, in der Länge jedoch ziemlich beträchtlich hinaus. Er bedeckt dabei Teile der Retina, die hier aber im Bau von der übrigen ziemlich weitgehend abweicht. Die Nervenfaserschicht setzt sich unterhalb des Pecten aus markhaltigen Nerven zusammen, während außerhalb nur marklose zu finden sind. Daher ist diese Schicht der Retina unterhalb des Pecten viel mächtiger als außerhalb. Die übrigen Schichten zeigen unter dem Pecten ziemlich starke Reduktionen, wovon die innere Körnerschicht am meisten betroffen ist. Es fallen also sehr viele Schaltneurone aus. Auch die Sehzellenschicht läßt deutlich Verkümmерungen ihrer Elemente unter dem Pecten erkennen. Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß die Retinaanteile unter dem Pecten viel weniger funktionstüchtig sein müssen als außerhalb. Dicke Polster markhaltiger Nerven sind sogar imstande, die Perzeption von optischen Eindrücken ganz zu verhindern — wie Untersuchungen von pathologischen Fällen im menschlichen Auge gezeigt haben —. Es ist demnach wahrscheinlich, daß die

Retina unter dem Pecten gar nicht mehr ihre eigentliche Aufgabe erfüllen kann. Man kann daher beim Vogelauge geradezu von einer physiologischen Verlängerung des Blinden-Fleckes infolge des Vorkommens des Pecten sprechen.

Der Pecten selbst setzt sich zusammen aus reich dendritisch verzweigten pigmentierten Gliazellen und dazwischengelagerten Gefäßen. Von letzteren sind deutlich vier Typen zu unterscheiden:

1. Zuleitende Gefäße (Arterien), die in der Mitte der Falten liegen;
2. Ableitende Gefäße (Venen) an den Kanten der Falten. Dazwischen breiten sich
3. die Pectenkapillaren aus und am freien Innenrande des Organs — der Brücke — finden sich
4. Brückengefäße.

Im histologischen Bau sind diese vier Arten Gefäße stark voneinander abweichend. Die Arterien kommen im Bau den gewöhnlichen Wirbeltierkapillaren am nächsten; denn sie bestehen aus einem dünnen Endothel und einem Grundhäutchen mit eingelagerten Pericytenkernen. Die Venen haben kein Grundhäutchen und ihr Lumen ist durch mehrzipfelige Plasmafortsätze, die sich über jedem Kern erheben, stark eingeengt. Die Pectenkapillaren zeigen ein außerordentlich dickes Endothel, das eine zarte konzentrische Streifung aufweist. Die Brückengefäße dagegen sind sehr dünnwandig und haben keinerlei Plasmazipfel.

Diese vier Gefäßtypen hängen eng mit den Aufgaben des Pecten zusammen. Die Venen bewirken durch ihre Klappen Blutstauungen in den Kapillaren und Brückengefäßen. Dadurch wird die Festigkeit des ganzen Organs gesichert. Die dickwandigen Kapillaren sind ungeeignet, die früher vermutete ausschließlich nutritive Funktion des Pecten zu gewährleisten, dienen aber dazu, dem Organ trotz des Fehlens jeglicher Muskulatur Eigenbewegungen zu ermöglichen. Das geschieht nach Art der Bewegungen, die ein dickwandler Gummischlauch ausführt, wenn der Druck in ihm erhöht oder vermindert wird; Bewegungen, die nur Veränderungen der Lage, aber keine des Volumens zur Folge haben. Solche Bewegungen sind für die noch zu erörternde physiologische Leistung des Organs sehr wesentlich. Da an der Brücke die Membrana hyaloidea in ziemlich innige Berühring mit den dünnwandigen Brückengefäßen tritt, kann durch sie sehr wohl eine Ernährung des Glaskörpers erfolgen, doch ist dies nur eine Nebenfunktion des Pecten.

Die Hauptbedeutung ist eine optische. Ophthalmoskopische Untersuchungen von 60 verschiedenen einheimischen Vögeln haben ergeben, daß der Pecten auf dem Augenhintergrund einen Schatten entwirft. Die Lage dieses Schattens im Gesichtsfeld und seine Konfiguration ist sehr verschieden. Am umfangreichsten findet er sich bei Tagraubvögeln und erscheint hier dreieckig mit sehr langen fingerförmigen Fortsätzen an der längsten Kante. Ähnlich gestaltet, jedoch mit weniger Zipfeln an Zahl und Länge ist der Schatten bei Vögeln, die vorzugsweise lebende Beute aus relativ großer Entfernung erkennen müssen, also in dieser Beziehung den Tagraubvögeln ziemlich ähnlich sind. Diese Reihe der Pectenschattenfiguren wird fortgesetzt durch die Gruppe der insektenfressenden Tagvögel. Bei ihnen zeigt der Petenschatten bei relativ großer Ausdehnung im Gesichtsfeld und ebenfalls dreieckiger Gestalt fast keine fingerförmigen Zipfel mehr, sondern nur noch eine stark wellige Randlinie. Noch geringer an Größe und mit flacheren Randeinbuchtungen versehen ist der Pectenschatten bei Vögeln, die entweder fast stillsitzende Insekten aus größter Nähe erbeuten — wie die Meisen — oder Körnerfresser sind, also unbewegte Nahrung in geringer Entfernung aufzusuchen. Die gekennzeichnete Reihe findet ihren Abschluß mit dem ganz minimalen Pectenschatten bei Nachtvögeln.

Diese Untersuchungsergebnisse weisen eindringlich darauf hin, daß der Pecten in irgendeinem Zusammenhang mit dem Sehvorgang steht. Ein einfacher Modellversuch, der allerdings in mancher Beziehung nicht ganz den natürlichen Bedingungen im Vogelauge entspricht, gibt einen deutlichen Hinweis auf die vermutete optisch-physiologische Wirkung des Pecten und seines Schattens. Richtet man an einem wolkenlosen Sommertag, an dem viele Schwalben hoch in der Luft hin und her fliegen, einen gewöhnlichen Photoapparat — auf unendlich eingestellt — gegen den Himmel, so sieht man von den Schwalben auf dem Mattscheibenbild wegen der Kleinheit der Objekte und ihrer Bewegung nichts. Das ändert sich völlig, wenn man bei sonst gleichen Bedingungen ein pectenähnliches Stück schwarze Wellpappe ziemlich senkrecht auf die Mattscheibe setzt, so daß auf ihr ein Schatten entworfen wird. Nun erkennt man mit aller Deutlichkeit, daß eine Bewegung über die Mattscheibe verläuft, wenn auch die Kleinheit der Objekte nicht erlaubt, Einzelheiten zu identifizieren.

Die physiologische Erklärung hierfür ist leicht: Bewegungen werden im wesentlichen mit den Randbezirken der Retina wahr-

genommen. Weiterhin konnte festgestellt werden, daß im Blinden-Fleck-Gebiet der Bewegungseindruck besonders anschaulich und eindringlich ist. Man kann sich das Zustandekommen der Empfindung Bewegung wohl so vorstellen, daß im Augenblick des Eintritts des sich bewegenden Lichtstrahles ins Auge diese Empfindung ausgelöst wird, beim Wandern des Strahles wieder abklingt, um schließlich beim Verlassen des Augenhintergrundes erneut die Bewegungsempfindung zu verursachen. Man könnte demnach die zwei »Endpunkte« der Bahn als Empfindungsstellen für die Bewegung bezeichnen. So ist es auch verständlich, warum gerade am Blinden-Fleck ein so starker Eindruck der Bewegung entsteht; denn hier wird ja die Reihe der perzipierenden Nervenendstellen unterbrochen und dadurch werden erneut zwei »Endpunkte« im obigen Sinne geschaffen. Das sind die Ergebnisse der Untersuchungen über das Sehen von Bewegungen im menschlichen Auge. Im Auge des Vogels ist der aber Blinde-Fleck langgestreckt und auf ihm — ihn noch verlängernd — erhebt sich der Pecten. Selbst wenn man seinen Schatten zunächst vernachlässigt, leuchtet ein, daß unter solchen Bedingungen viel öfter als im menschlichen Auge der Fall eintritt, daß alle vier »Endpunkte« wirksam sein können. Da dies aber für die biologisch zweckmäßigste Leistung bei vielen Vögeln noch nicht ausreicht, wirft der Pecten einen Schatten und vergrößert dadurch die Empfindlichkeit des Auges für Bewegungen ganz erheblich. Das ist im Extrem der Fall bei Tagraubvögeln, wenn die Bewegung so verläuft, daß sie alle oder doch möglichst viele Schattenzipfel schneidet; denn dann wird die Zahl der »Endpunkte« entsprechend der doppelten Zahl der getroffenen Zipfel vervielfacht. Es kommt aber alles darauf an, daß der sich bewegende Lichtstrahl wirklich die Zipfel kreuzt. Es ist leicht zu beobachten, daß der Vogel grundsätzlich hierfür sorgt: Bei einem sitzenden und geradeaus schauenden Vogel wird diese Voraussetzung erfüllt, wenn die Bewegung horizontal und rechtwinklig zu seiner Sehachse vor sich geht. In solchem Falle folgt der Vogel mit dem Blick, ohne die Lage der Augen zur Horizontalen zu verändern. Ganz anders aber verhält sich das Tier, wenn die Bewegung sich in der Vertikalen unter sonst gleichen Bedingungen abspielt. Nun dreht der Vogel den Kopf zunächst so, daß die Verbindungsgeraden seiner beiden Augen ebenfalls vertikal steht und folgt erst dann wieder der Bewegung mit dem Blick. Ist so grundsätzlich erreicht, daß der Pecten und sein Schatten von der Bewegung überquert wird, so können die vorher erwähnten

Eigenbewegungen des Pecten noch wesentlich zur Steigerung dieser Leistung beitragen.

Zusammenfassend ist festzustellen: Die wesentliche Aufgabe des Pecten ist, das Auge des Vogels für Bewegungen besonders empfindlich zu machen. Das geschieht nach dem Gesagten um so vollkommener, je umfangreicher und tiefer gekerbt der Schatten des Pecten erscheint, so daß in dem für die Tagraubvögel beschriebenen Extrem der Gestaltung des Pectenschattens ein Mittel geschaffen ist, das Auge dieser Vögel zu einem für Bewegungen höchst empfindlichen Organ zu machen. Der Vogel müßte also von jeder Bewegung, deren Bild seine Netzhaut trifft, geradezu fasziniert werden. Dies ist auch so; denn ein Raubvogel kümmert sich gar nicht um eine tote oder stille sitzende Maus, bewegt sich aber das Beutetier — und wenn es durch Schutzfärbung auch noch so gut seiner Umgebung angepaßt ist — auch nur ganz gering, so hat es der hoch in der Luft kreisende Vogel sicher erspäht und schnell gefangen. Bei den nächtlich lebenden Tieren dagegen würde eine Beschattung größerer Retinateile nur nachteilig sein, denn hier müssen die Augen so beschaffen sein, daß sie auch die geringen Lichtintensitäten noch voll auszunutzen vermögen. Daher ist hier auch der Pecten und sein Schatten ganz verschwindend gering. Weiterhin ist die Notwendigkeit der vorher geschilderten Reihenfolge der untersuchten Vögel im Zusammenhang mit ihrer Ernährungsbiologie leicht zu verstehen.

Diskussion: Prof. KOEHLER, Prof. FRANZ, Prof. v. FRISCH, Dr. L. v. HOLST.

32. Herr Prof. FRITZ SÜFFERT *) (Freiburg i. Br.):

Neue Arbeit an den Fragen der visuellen Anpassung¹ (Referat).

(Mit 4 Abbildungen.)

Erster Teil.

I. Der Hypothesenkreis der visuellen Anpassung.

II. Die Frage des Nutzens.

I.

Der Hypothesenkreis der visuellen Anpassung.

Wenn wir finden, daß die Form des Schlagschattens die des schattenwerfenden Gegenstandes wiedergibt, so wundern wir uns

*) Ms. wegen Krankheit des Autors erst am 9. November eingegangen.

¹ In dem Vortrage mußte ich mich, um einen Überblick über das ganze Arbeitsgebiet geben zu können, auf eine mehr andeutende Behandlung der einzelnen Fragen beschränken. Für den Druck erschien mir eine gründlichere Darstellung geboten, wovon hier nur der erste Teil vorgelegt werden kann. Der zweite Teil wird an anderer Stelle erscheinen. F. S.

nicht weiter über diese Ähnlichkeit, sobald wir den Mechanismus ihrer Entstehung durchschaut haben. Sie ist uns restlos verständlich als »mechanische Kopie«. — Daß ein Tiger aussieht wie ein anderer Tiger, ein Buchenblatt wie ein anderes, ist uns der selbstverständliche Ausdruck identischer Struktur. Es sind »durch und durch« gleiche Dinge. Wir fragen uns nicht, wie die äußere Ähnlichkeit zustande kommt, sondern nur, woher die identische Struktur kommt. So ist auch die geringere Ähnlichkeit eines Leoparden mit einem Tiger Ausdruck von Ähnlichkeit in der Struktur, die wir als Verwandtschaft bezeichnen. — Wenn aber Delphin und Haifisch bei abweichender Struktur, ausbrechend aus den Gesetzen der Verwandtschaftsähnlichkeit, für's Auge große Ähnlichkeit zeigen, so verstehen wir das als »Konvergenz« durch Anpassung an gleiche Lebensbedingungen. Es ist unabhängig zweimal die gleiche Form als Ausdruck der gleichen Funktion durch das gleiche Medium geprägt worden. — Und wenn etwa ein Felsprofil die Formen menschlicher Gestalt zeigt, so suchen wir gar keine Erklärung, wenigstens keine wissenschaftliche, und nennen es »Zufall«.

Wenn aber ein Schmetterling, z. B. unser Hornissenschwärmer *Trochilium apiforme*, wie eine Wespe aussieht, so scheint uns dies ein ganz eigenartiger, rätselhafter Tatbestand zu sein, der sich keiner der genannten Kategorien einfügen will. Es ist keine mechanische Kopie, kein Ausdruck von Strukturverwandtschaft, keine Folge unabhängig ausgebildeter Funktionsgleichheit, — wir können uns aber auch nicht damit zufrieden geben, einen reinen Zufall darin zu sehen.

Das Besondere ist: Während wir in all jenen Fällen in der Ähnlichkeit für das Auge nirgends etwas Bedeutungsvolles, Wesentliches sahen, vielmehr z. T. Ausdruck oder Begleiterscheinung anderer Beziehungen, z. T. ganz äußerlichen Zufall, sehen wir uns hier veranlaßt, gerade zu glauben, daß die Ähnlichkeit für das Auge der Kern der Erscheinung sei, eine Beziehung von selbständiger Existenz und Bedeutung. Da »die Wespe« (man gestatte diese vereinfachende Ausdrucksweise), wie der Vergleich mit ihrer Verwandtschaft zeigt, ihr eigenes Kleid trägt, wie es ihr nach ihrer Struktur zukommt, der Schmetterling dagegen aus dem Schmetterlingshabitus herausfallend eine fremde Maske zu tragen scheint, fassen wir dabei die Beziehung als eine einseitige auf und sprechen von einer »Nachahmung« der Wespe durch den Schmetterling. Damit meinen wir zunächst einmal,

daß das Aussehen des Schmetterlings bedingt ist durch die Existenz der so aussehenden Wespe. Der Schmetterling würde nicht so aussehen, wenn es keine Wespen gäbe, bzw. diesen Schmetterling würde es dann auch nicht geben. Das Aussehen des Schmetterlings muß irgendwie als »Reaktion« auf das Aussehen der Wespe von der Natur hervorgebracht, d. h. doch wohl phylogenetisch entstanden sein.

Wir haben aber auch gleich eine bestimmte Vermutung über die Gründe dieser Genese im Zusammenhang mit einer bestimmten Vorstellung von der Bedeutung der Nachahmung. Die Ähnlichkeit ist eine ausgesprochen visuelle, eine Ähnlichkeit »für das Auge«, eine in diesem Sinne oberflächliche; sie beschränkt sich auf die Ausgestaltung und teilweise Umgestaltung der für das Zustandekommen des »Wespenbildes« wesentlichen Teile des Schmetterlings: schwarzgelbe Färbung, Körper- und Flügelumriß, Glasflügeligkeit. Sie geht aber darin bis in die Einzelheiten: Nachbildung glänzender Chitinteile der Wespe, z. B. am Flügelgelenk, durch schwarze Schuppen mit blauem Metallglanz; Umbildung des runden Schmetterlingsauges in das längliche Wespenauge durch Anstücken schwarzbeschuppter Flächen oben und unten usw. Dazu kommt die Körperhaltung mit gebogenem Abdomen, bei Störung wippende Abdomenbewegungen wie bei stechenden Hymenopteren, verbunden mit dem Hervorbringen eines zornig summenden Tones, ferner die Eigenart des Fluges; — das heißt eine Anzahl von Merkmalen des Verhaltens, die in gleichem Sinne wie Form und Färbung auf das Auge und sogar daneben auf das Ohr wirken. Alles dies veranlaßt uns, — auf Grund welcher Art von Überlegungen, diese Frage wird uns später beschäftigen —, zu vermuten, daß die Ähnlichkeit des *Trochilium* mit dem Bilde einer Wespe eine Einrichtung sei, die ein Auge täuschen solle. Nicht unser Auge, sondern das Auge eines insektenfressenden Feindes, der wegen dieser äußeren Ähnlichkeit den wehrlosen Schmetterling mit dem wehrhaften und darum gemiedenen Hymenopteron verwechselt und so daran gehindert wird, das »nachahmende« Tier zu fressen. Die Wespenähnlichkeit hat damit für den Schmetterling die Bedeutung einer »Schutzanpassung«. Die Ähnlichkeit als solche hat also eine ökologische Bedeutung; das »Äußere« des Tieres ist ein Organ, dessen Funktion in einer »visuellen Wirkung« besteht. Mit dieser Auffassung von der Bedeutung der Ähnlichkeit ist nun bezüglich ihrer phylogenetischen Entstehung notwendig die Annahme verknüpft, daß

jene Funktion der »Entstehungsgrund« der die Ähnlichkeit ausmachenden Eigenschaften ist. Auf diese allgemein gehaltene Formulierung ist großer Wert zu legen. Sie bezeichnet eine Etappe in dem gedanklichen Aufbau der Theorie, der allerdings nicht so explizite dargestellt zu werden pflegt, wie ich es hier versuche. Es ist eine weit verbreitete Gewohnheit, an diesem Punkte von vornherein, als ob dieses die notwendig gegebene Annahme sei, die selektionistische Vorstellung von der Anpassungsgenese einzuführen. Diese Vorstellung ist zwar tatsächlich vorerst die einzige, mit der wir innerhalb der gewohnten naturwissenschaftlichen Begriffswelt zu einer plausiblen Erklärung dieser Erscheinungen kommen können. Und historisch ist der Verlauf sogar der gewesen, daß der Glaube an die selektionistische Erklärbarkeit dieser Dinge den Anstoß zum Aufbau des ganzen Theoriengebäudes, ja zum Aufsuchen der hergehörigen Erscheinungen gegeben hat. Nichtsdestoweniger müssen wir heute die beiden Dinge trennen. Denn es läßt sich zeigen, daß sachlich die Voraussetzung selektionistischer Entstehungsweise kein primärer Bestandteil der Theorie ist, daß die Theorie unabhängig von der selektionistischen Auffassung bestehen kann. Sie steht und fällt nicht, wie oft gesagt worden ist, mit der Selektionstheorie. Das zu betonen ist heute notwendig, wo die Selektionstheorie keineswegs allgemeine Zustimmung genießt — und wo häufig genug Angriffe auf die Mimikrytheorie als Angriffe auf ihre selektionistische Begründung angesetzt werden. Ob die natürliche Zuchtwahl ein geeignetes Erklärungsprinzip ist und ob vielleicht in den Erscheinungen Züge enthalten sind, welche zwingend die Annahme einer derartigen Entstehungsweise nahe legen, ist eine sekundäre Frage. Unter keinen Umständen darf die Mimikrytheorie von vornherein mit der Selektionstheorie verquickt werden.

Die »Verkleidung« eines genießbaren, anderen Schutzes entbehrenden Tieres in das Bild eines wegen bestimmter abstoßender Eigenschaften gemiedenen wird Mimikry genannt². Wir finden

² Ich behalte hier, entgegen den Vorschlägen BRÜELS, den teleologisch definierten Mimikrybegriff bei, weil mir das Wort in diesem Sinne fest eingebürgert zu sein scheint. Ich würde, damit nicht noch mehr Verwirrung entsteht, doch vorschlagen, lieber die Grunderscheinung der »täuschenden Ähnlichkeit eines Tieres in Körperform, Färbung und vielfach Benehmen mit einer anderen Tierart desselben Wohngebietes unter um so weiterer Entfernung des Nachahmers bezüglich dieser Merkmale von seinen Gruppengenossen, je größer deren Abstand hierin vom Modell« (BRÜEL) mit einem neuen Ausdruck zu bezeichnen. Man könnte etwa, unter Weglassung der Bestimmung »desselben Wohngebietes«, von »Fremdähnlichkeit« sprechen. — In den Worten »desselben Wohngebietes« scheint mir übrigens auch in BRÜELS Definition wieder der Anpassungsbegriff eindringen zu wollen. Warum

sie weit verbreitet besonders bei den Insekten: u. a. Wespenmimikry von Schmetterlingen (unser Beispiel), Fliegen und Käfern, Ameisenmimikry von Heuschrecken, Wanzen und Spinnen, Schlangenmimikry von Schmetterlingsraupen und — ein besonders viel bearbeitetes und viel umstrittenes Gebiet, auf dem der Mimikrygedanke zuerst erwachsen ist — die »Schmetterlingsmimikry«: Nachahmung immuner Schmetterlinge durch andere, zu weit entfernten Gruppen gehörige Schmetterlingsarten.

Mimikry ist aber nicht die einzige Erscheinung, wo wir glauben, Ähnlichkeiten eine schützende Funktion zuschreiben zu müssen. Zunächst gibt es Tiere, die in ihrem Äußeren ihre tierische Natur ganz verleugnen und eine täuschende Ähnlichkeit mit anderen, dem Insektenfresser ungenießbaren Naturgegenständen aufweisen. Dabei ist es verhältnismäßig selten, daß, wie im Falle der »Tiermimikry«, solche Objekte nachgeahmt werden, die sich aus ihrer Umgebung herausheben, so daß das maskierte Tier als gesonderter Gegenstand ins Auge fällt, aber für etwas anderes gehalten wird. Ein solcher Fall ist die oft sehr vollkommene Nachahmung eines Vogelexkrementes durch Raupen, Motten, Spinnen. Viel häufiger finden wir die Nachahmung von Pflanzenteilen, Ästen, Blättern, wobei dann der Effekt für das Auge der ist, daß das verkleidete Tier sich in das Gesamtbild der Menge gleichartiger Objekte in seiner Umgebung, z. B. als Blatt unter Blättern, so einfügt, daß es als etwas Gesondertes gar nicht erst wahrgenommen wird. Es wird sozusagen unsichtbar; die Verkleidung wird zur »Tarnung«. Ein weiterer Schritt in dieser Richtung ist es dann, wenn nicht mehr eine eigentliche Nachahmung eines abgegrenzten Teilobjektes stattfindet, sondern nach »malerischen« Prinzipien das Bild des Tieres so ausgestaltet wird, daß es sich als Teilstück in das Bild der Umgebung oder des Untergrundes lückenlos einfügt, ein ununterscheidbarer Teil des Rinden-, Flechten-, Stein-, Waldbodenhintergrundes, des Grashalm- oder Blättergewirres wird. Die Wirkung kommt dabei nur in der natürlichen Umgebung zustande, sie muß hier studiert werden, und die besonderen kryptischen Fähigkeiten sind dem isolierten Tier oft kaum anzusehen. Es sind

soll derartige Ähnlichkeit zwischen Angehörigen verschiedener Wohngebiete — ganz abgesehen davon, ob sie vorkommt oder nicht — als »Pseudomimikry« ausgeschlossen werden? Doch wohl deswegen, weil sie keine Funktion im Sinne des teleologischen Mimikrybegriffes haben kann, — der eben doch der *sechste* Mimikrybegriff ist [vgl. L. BRÜEL, Über Begriff und Erklärung der Mimikry, Biol. Zbl. 52 (1932) 13–42. Mit den meisten der übrigen in dieser gedankenenreichen Arbeit ausgesprochenen Anschauungen stimme ich vollständig überein].

dies vom Standpunkte visueller Technik eigentlich die interessantesten Erscheinungen.

Hier sind es nun nicht immer nur eigentliche Ähnlichkeiten mit dem Umgebungsbiße, die den verbergenden Effekt bedingen, sondern statt dessen, oder meist in Verbindung damit, jene Prinzipien visueller Wirkung, die von der Praxis des Krieges her als »camouflage« bekannt sind: Zerlegung, Zerschneidung des Gesamtbildes in verschieden gefärbte Flächenstücke, Flecken und Streifen, wodurch einerseits das Gesamtbild in kleinere Elemente aufgeteilt wird, die besser zur Größe der Flächenelemente der Umgebung passen, während andererseits die in bezug auf die organischen Formen sinnlosen auffallenden Fleckengrenzen sowohl den Außenumriß wie auch die anatomischen Innengrenzen in der Wahrnehmung unterdrücken. Dieser Effekt wird auch oft erzielt durch stark wirkende, unorganisch über die Oberfläche und oft rücksichtslos quer über die Innengrenzen gezogene linienhafte Zeichnungselemente. Ferner spielt eine sehr große Rolle die in vielen Fällen entscheidende Aufhebung der dem Auge die solide Körperllichkeit verratenden Rundungsschatten am Körper durch eine entsprechend verlaufende Aufhellung in der Färbung der durch den Schatten verdunkelten Teile der Oberfläche, so daß durch Kompensation des Schattens dort, wo ein plastischer Körper ist, eine ebene Fläche erscheint. Diese »Gegenschattierung« ist außerordentlich weit verbreitet, von entscheidender Bedeutung aber bei Einfarbigkeit von Untergrund und Tier, also bei grünen Baumtieren und sandfarbenen Wüstentieren usw., wo der Schatten besonders ungestört zur Geltung kommen würde.

Überblicken wir die ganze Erscheinungsreihe, so heben sich deutlich zwei Wirkungsprinzipien visueller Ausgestaltung voneinander ab: Einerseits täuschende Wirkung, Verkleidung, Maskierung, wo das Tier als gesondertes Objekt wahrgenommen, aber mit etwas anderem verwechselt wird (hierher die eigentliche Mimikry, aber auch z. B. die Nachahmung von Vogelexkrementen), — andererseits kryptische Wirkung, Verbergung, Tarnung, wo das Tier sich sozusagen visuell in seiner Umgebung versteckt, so daß es als gesondertes Objekt überhaupt nicht mehr wahrgenommen und insofern unsichtbar wird. Verschiedene Übergänge zwischen beiden Gruppen sind vorhanden.

Wenn es bei den bisher genannten Erscheinungsgruppen in erster Linie Ähnlichkeiten waren, die uns in der visuellen Wirkung der Tiere zu denken geben, so hat man sich veranlaßt gesehen,

hinter einer ganz anderen Kategorie visueller Eigentümlichkeiten ebenfalls Anpassungen zu suchen. Es sind dies die bunten, grellen, auffälligen Färbungen und Farbmuster, durch die manche Tiere auf den naiven Beschauer einen so starken, teils angenehmen, teils unangenehmen Eindruck machen, so wie es im Pflanzenreiche bei den Blumen der Fall ist. Wie bei diesen ist man leicht geneigt zu fragen, was diese Farben bedeuten sollen.

Bei einem Teil ist eine Beziehung zum Geschlechtsleben deutlich, indem die betreffenden Färbungen entweder nur in der Geschlechtsperiode auftreten oder in unmißverständlicher Weise bei der Werbung dem Partner gegenüber zur Geltung gebracht werden. Es liegt daher nahe, diese Prachtkleider oder »Schmucktrachten« etwa als Mittel zur Hervorrufung sexueller Erregung aufzufassen.

Bei einem anderen Teil der bunten Färbungen ist diese Beziehung unwahrscheinlich und bei manchen ausgeschlossen, weil sie von noch nicht geschlechtsreifen Stadien getragen werden. So waren es die so häufigen auffallenden Färbungen von Schmetterlingsraupen, zu deren Erklärung WALLACE, von DARWIN auf das Problem hingewiesen, die Theorie der »Warnfärbung« aufgestellt hat. Nach dieser Lehre sind diese Färbungen Zeichen, an denen die betreffenden Formen von ihren Feinden leicht erkannt werden können. Setzt man dabei allgemein voraus, was in einem Teil der Fälle feststeht, daß diese auffallend gefärbten Formen irgendwelche widrigen Eigenschaften besitzen, die sie ungenießbar machen, Giftstachel, übel Geschmack usw., so würde ihre Färbung insofern einen Schutz für sie bedeuten, als sie dem Feinde, der einmal schlechte Erfahrung mit der betreffenden Beute gemacht hat, das Wiedererkennen erleichtert, ihn rechtzeitig warnt und ihn so von einem Angriff abhält. POULTON hat für solche Färbungen die Bezeichnung »aposematisch« eingeführt.

Mit den aposematischen Färbungen ist häufig ein »aposematisches Verhalten« verbunden: die Tiere leben offen, ohne Deckung, bewegen sich langsam und flüchten nicht. Das mag zum Teil einfach daran liegen, daß sie wegen ihrer Immunität gegen Angriffe Versteck und Flucht nicht nötig haben; es mag aber auch eine Erhöhung der aposematischen Schutzwirkung bedingen, indem dadurch den Feinden ein weiteres Merkmal gegeben und außerdem Gelegenheit zu bequemer Betrachtung und sicherem Wiedererkennen geboten wird.

Bei der Warnfärbung liegt also die primäre Schutzanpassung auf nichtvisuellem Gebiet, in der Ungenießbarkeit. Die visuelle Anpassung lagert sich als Zusatzeinrichtung darüber und verstärkt die lebenserhaltende Wirkung der Ungenießbarkeit dadurch, daß sie das Wiedererkennen des schlechten Bissens sichert und überflüssiges Probieren verhindert, insbesondere aber die »Erziehung« der Erfahrung sammelnden Jungtiere beschleunigt und so die Zahl der dazu nötigen Opfer herabsetzt.

SWYNNERTON hat darauf hingewiesen daß wahrscheinlich die Buntheit der Färbungen, überhaupt die Auffälligkeit (*conspicuousness*), kein primär wesentliches Moment darstellt, sondern mehr eine Begleiterscheinung. Das Wesentliche ist die Unterscheidbarkeit (*distinctiveness*), die dem Feinde das Merken und Wiedererkennen erleichtert, — wofür denn allerdings deutlich sich von der Umgebung und voneinander abhebende, kräftige Farben in einfachen, charakteristischen Mustern besonders geeignet sind (Trans. ent. soc. Lond. 1915, 320).

Diese Auffassung der auffallenden Färbungen als einer Einrichtung zum Schutze tritt nun in einen engen Zusammenhang mit der Lehre von der täuschenden Ähnlichkeit (*Mimikry*) dadurch, daß es in der großen Mehrzahl solche warngefärbten Formen sind, die zu Modellen mimetischer Nachahmung werden: Harmlose, genießbare Tiere nehmen das Kleid jener gemiedenen, durch Warntracht gekennzeichneten Formen als Maske an, so des Schutzes, den jene genießen, durch Täuschung des Feindes teilhaftig werdend. Man hat darum die Mimikry geradezu als »Scheinwarntracht« bezeichnet. Nicht ganz mit Recht; denn nicht alle gemiedenen und nachgeahmten Tiere weisen ausgesprochene Warntracht auf.

Eine besondere Form der Mimikry, nach ihrem Entdecker, FRITZ MÜLLER, »Müllersche Mimikry« genannt, ist hier zu erwähnen, bei der sich zwei oder mehrere nicht näher verwandte ungenießbare Formen der gleichen Gegend » gegenseitig nachahmen«, d. h. dieselbe Warntracht tragen. Der Nutzen dieser gemeinsamen Warntracht liegt nach der Theorie darin, daß alle gleich aussehenden Arten zusammen durch die jungen, erst Erfahrungen sammelnden Vögel nur so viel Verluste erleiden, wie jede einzelne Art für sich erleiden würde, wenn sie ein besonderes Kleid trüge.

SWYNNERTON hat bei seinen Experimenten (s. u.) gefunden, daß auch die erwachsenen Vögel immer wieder Mißgriffe machen und einer gelegentlichen Auffrischung der Erfahrung bedürfen, um auf die Dauer eine Warnfärbung richtig zu erkennen. Es muß daher von großer Bedeutung sein, daß sie möglichst oft Gelegenheit haben, ein bestimmtes Muster mit Ungenießbarkeit verknüpft eingeprägt zu bekommen, und daß sie oft Gelegenheit haben, ihre Erfahrung aufzufrischen. Darum muß die Vermehrung der Anzahl gleichgefärbter Individuen in

einer Gegend, die durch die gemeinsame Warnfärbung mehrerer Arten erreicht wird, die Wirksamkeit der betreffenden Warnfärbung überhaupt erhöhen. Hierin sieht SWYNNERTON den Wert der gemeinsamen Warnfärbung mehr als in der »Teilung des Verlustes« durch die lernenden jungen Vögel (Proc. ent. soc. Lond. 1915, 42, 43).

Während die Wirkung kryptischer Einrichtungen ganz auf dem Gebiete der Wahrnehmung liegt, kann man wohl annehmen, daß bei dem Wirkungsmechanismus von Warnfärbung und Mimikry Affekt beteiligt ist: Furcht vor der gefährlichen, Ekel vor der schlecht schmeckenden Beute. Das Erkennen und Vermeiden des Ungenießbaren dürfte kaum immer rein »rational« vor sich gehen.

Eine Affektwirkung auf den Feind als wesentliche Ursache des schützenden Effektes aber nehmen wir an, wenn harmlose, wohlschmeckende Tiere bei Störung, evtl. kurz vor oder bei der Flucht, plötzlich grell gezeichnete oder gefärbte Flächen entfalten (Ordensbänder), so wahrscheinlich den Feind verblüffend und die Verfolgung vorübergehend oder ganz verhindernd, — oder wenn andere Formen »aufregende« Muster, besonders Augenflecke in bunten Kontrastfarben, die in der Ruhestellung unter der kryptisch gefärbten Oberfläche verborgen waren, unter Einnahme grotesker Haltung zur Schau stellen ohne zu fliehen (Abendpfauenauge). Es soll hier offenbar irgend etwas Gefährliches oder schon durch seine Fremdartigkeit Verdächtiges vorgespiegelt werden, das zudem noch irgendwie an bekannt Gefährliches, Raubtieraugen z. B., erinnert. Dieses Prinzip der visuellen Schreck- und Drohwirkung findet sich auch bei ungenießbaren Tieren, die dann ihre Warnfärbung beim Angriff plötzlich zeigen und so den Vorteil einer verstärkten Affektwirkung auf den Feind genießen. Auch wenn, wovon es viele Beispiele gibt, ein wehrhaftes Tier beim Kampf auffallende Farben und Formgebilde zeigt, so dürfte dies den Sinn haben, den Gegner einzuschüchtern, der daran die Größe seines Zornes und Mutes ermißt. So wenigstens hat, in vielleicht gar nicht so unzutreffender Analogie mit gewissen menschlichen Veranstaltungen, R. W. G. HINGSTON neben manchem schon von jeher so Aufgefaßten viele bisher unverständliche Bildungen besonders bei Säugetieren und Vögeln neuerdings zu deuten versucht³.

Bei teilweiser Verschiedenheit des Wirkungsweges ist allem bisher Aufgeführten, Schrecktracht, Warntracht, Mimikry, Berge-

³ HINGSTON, R. W. G., *The meaning of animal colour and adornment*, London 1933.

tracht, die Kategorie der ökologischen Nützlichkeit gemeinsam: Vorteil im Kampf, — meistens Schutz des Beutetieres gegen den Räuber, selten Kampfmittel unter Gleichartigen (z. B. Männchen der gleichen Species), gelegentlich wohl auch vielleicht Hilfsmittel des Räubers beim Angriff (solche Möglichkeiten: kryptische Färbung erleichtert das Anscheinen; — sogenannte aggressive Mimikry, wo der Räuber in der Maske des Beutetieres sich diesem nähert; — Drohmanöver des Räubers lähmen das Opfer).

Sehr wahrscheinlich spielen aber visuelle Mittel auch eine große, kaum erforschte Rolle in den friedlichen Beziehungen unter Tieren. Neben der bereits erwähnten erotischen Funktion kommen dabei hauptsächlich visuelle Zeichen für die gegenseitige Erkennung der Artgenossen (Geschlechter, Eltern und Jungtiere, Herdengenossen) in Frage, ferner Signale, die auf der Flucht das Zusammenbleiben von Herdentieren oder von führender Mutter und geführten Jungtieren erleichtern (z. B. der schwarzweiße Schwanz des Hasen). Zuletzt gehören hierher echte visuelle Verständigungsmittel: Die mimischen Ausdrucksbewegungen.

Es erschien mir wünschenswert, einmal im Zusammenhang den ganzen Umkreis all der Erscheinungen zu skizzieren, in denen wir Anpassungen zu sehen glauben, deren Funktion in einer visuellen Wirkung, in einer Wirkung über ein sehendes Auge besteht. An einer zusammenfassenden Bezeichnung hierfür fehlte es bisher. Ich habe den Ausdruck »visuelle Anpassung« vorgeschlagen⁴.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, daß das Wort »Anpassung« hier in dem allgemeinen ökologischen Sinne von nützlicher, zweckmäßiger, lebenserhaltender Einrichtung verstanden werden soll, durch die der Organismus an die Erfordernisse des Lebens unter gegebenen Bedingungen angepaßt ist. Es sind also nicht nur die Fälle gemeint, in denen eine visuelle Angleichung an Teile der Umwelt die Einrichtung ausmacht, eine Anähnlichung in Form, Farbe, Bewegung an ein anderes Tier, eine malerische Einpassung in das Bild des Untergrundes u. dgl.

Es mag bei dieser Gelegenheit auch erwähnt werden, daß unter »Anpassung« stets der Zustand des Angepaßtseins, also die fertige Einrichtung zu verstehen ist. Der phylogenetische Prozeß der Anpassung, der Entstehung einer Einrichtung soll als »Anpassungsgenese« bezeichnet werden.

Eine besondere Schwierigkeit entsteht noch dadurch, daß man bei Tieren, die die Fähigkeit des Farbwechsels besitzen, wenn sie sich in Farbe (und evtl. Muster) dem Untergrunde angleichen, diesen Vorgang ebenfalls als Anpassung

⁴ SÜFFERT, F., Phänomene visueller Anpassung, I. bis III. Mitteilung. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 26 (1932).

bezeichnet. Hier ist nun weder die fertige Einrichtung noch ihre phylogenetische Entstehung gemeint, vielmehr ein Drittes. Die Einrichtung, also die Anpassung in unserem Sinne, ist hier ein Reaktionsmechanismus, der eine Angleichung bedingt. Und die Angleichungsreaktion heißt hier Anpassung.

Die Erfahrung hat gezeigt, daß der Versuch, die verschiedenen Bedeutungen auseinander zu halten, nicht etwa nomenklatorische Haarspaltereи bedeutet; denn oft genug hat die Vieldeutigkeit des Wortes Anpassung arge Verwirrung hervorgerufen.

Durch den Begriff der visuellen Anpassung wird künstlich unter dem Gesichtspunkt des Visuellen ein Teil aus der Gesamtheit derjenigen Anpassungen herausgenommen, die in den Beziehungen der Organismen zueinander eine Rolle spielen, indem sie sich der verschiedenen Sinnesorgane bedienen. Mechanische, chemische, akustische, olfaktorische Reize sind neben den visuellen bei Erkennung, Werbung, Warnung, Drohung beteiligt, und auch bei der mimetischen Nachahmung wirken sicher manchmal Geräusche, vielleicht auch Gerüche mit dem Bilde von Form, Farbe und Bewegung zur Erreichung vollkommener Porträähnlichkeit zusammen. Auch auf den vorher genannten Funktionsgebieten treten oft andersartige Sinnesreize, besonders Geräusche, mit visuellen zu Komplexen vereinigt auf, indem sie gleichzeitig oder in bestimmter Folge eingesetzt werden und sich gegenseitig in ihrer Wirkung steigern. In der Biologie der Tiere müssen sie daher im Zusammenhange betrachtet werden. Es ist aber wohl gerechtfertigt, gerade die visuelle Anpassung in den Vordergrund zu stellen wegen ihrer unvergleichlich größeren Komplikation, die den so viel differenzierteren Leistungen des Auges gegenüber denen der anderen Sinnesorgane entspricht und sie zu einem unvergleichlich dankbareren Gegenstande vergleichend analytischer Arbeit macht. Die auf andere Sinnesorgane berechneten Veranstaltungen können, wo sie mit visuellen kombiniert auftreten, von Fall zu Fall behandelt werden.

Zum Schlusse sei noch daran erinnert, daß es visuelle Anpassung auch bei Pflanzen gibt — mit Bezug auf tierische Augen natürlich. Von aus der Tierwelt Geläufigem finden sich vielleicht einige Beispiele von kryptischer Ähnlichkeit, Tarnung, bei Wüstenpflanzen (kieselähnliche *Mesembryanthemum*-Arten). Die Mehrzahl der visuellen Anpassungen von Pflanzen gehört aber in eine neue Kategorie ökologischen Nutzens, indem ihre Funktion darin besteht, Insekten zum Transport des Pollens zwecks Befruchtung zu veranlassen (Blüten). Dabei wirken die Farben und Zeichnungen (Saftmale) der Blüten meist als optische Zeichen, welche

die Insekten zu einer Nahrungsquelle (Nektar) weisen; seltener beruht die Anlockung auf einem Täuschungsmanöver, indem das Bild der Verwesung im Vereine mit dem Duft der Verwesung Aasinsekten zur Blüte führt, die hier natürlich keine Nahrung und kein Substrat für die Ablage ihrer Eier finden (*Stapelia*, *Rafflesia*, *Amorphophallus*).

Wenn wir uns nun darauf besinnen, was für eine Art von wissenschaftlichem Gebilde wir in der Lehre von der visuellen Anpassung vor uns haben, so kann es wohl nicht zweifelhaft sein, daß es sich zunächst lediglich um ein sinnreiches System z. T. sehr einleuchtender und reizvoller, aber durchweg hypothetischer Deutungen handelt.

Wie kommen wir zu solchen Deutungen und mit welchem Recht stellen wir so weitgehende Behauptungen auf? Es sei noch einmal betont: Wir sagen ja nicht etwa nur: »Die betreffende Ähnlichkeit, oder was es sonst ist, schützt«, sondern wir sagen: »Sie ist eine Einrichtung zum Schutze«, — und entsprechend in den andern Fällen.

Es hat seit Bestehen der Mimikrytheorie und besonders in den letzten Jahrzehnten nicht an Stimmen gefehlt, welche meinten, jene Behauptungen würden zu Unrecht aufgestellt und das ganze Hypothesengebäude der visuellen Anpassung sei ein wissenschaftliches Märchen. Man glaubte ihre sämtlichen Voraussetzungen als irrig nachweisen zu können. Vor allem wurde die Schutzwirkung selbst bestritten. Von den sogenannten kryptischen Anpassungen lasse sich zwar der menschliche Spaziergänger täuschen, nicht aber ein Vogel, der systematisch seine Nahrung sucht, mit seinen »viel schärferen« Augen, seiner »ganz anderen« sinnlichen Organisation, seinem »untrüglichen Instinkt«. Die sogenannte Warnfärbung sei nachweislich wirkungslos: Wespen mit ihrem Stachel würden von Vögeln anstandslos verzehrt, Wanzen mit ihrem Ekelgeruch nicht verschmäht, Marienkäferchen mit ihrem Ekelblut ebensowenig. Und wenn schon diese warnfarbten Tiere selbst ungeschützt seien, so könne es andern, harmlosen und wohl schmeckenden Tieren kaum etwas nützen, derartige »Modelle« nachzuahmen; d. h. auch die Mimikry sei hinfällig.

Wenn diese Färbungen, Ähnlichkeiten usw. nicht schützen, so können sie natürlich auch keine Schutzanpassungen, keine Einrichtungen zum Schutze sein. Zum Überfluß wird aber nun

noch nachgewiesen, daß es solche Einrichtungen gar nicht geben kann. Selektion sei die einzige Vorstellungsmöglichkeit, die wir für die Entstehung zweckmäßiger Einrichtungen besitzen. Und da aus gewissen Gründen eine Entstehung der visuellen Anpassungen durch Selektion undenkbar sei, könne es diese nicht geben⁵.

Wie steht es aber unter diesen Umständen mit den doch einmal feststehenden Ähnlichkeiten usw.? Ihre Existenz wird zwar nicht geleugnet, aber man macht, wenn möglich, den Versuch, sie zu bagatellisieren und zu beweisen, daß auch die Existenz gelegentlicher weitgehender Ähnlichkeit kein Problem darzustellen brauche: Bei der Riesenzahl der verschieden gezeichneten und gefärbten Formen, besonders von Insekten, die aus der »Werkstatt der Natur« hervorgehen, muß es auch einmal einen Schmetterling geben, der ganz zufällig wie eine Wespe aussieht. Irgendein Zusammenhang zwischen dem Aussehen beider besteht nicht. Die Konvergenz ist ein Spiel des Zufalls. Wenn es keine Wespen gäbe, würde der Schmetterling doch so aussehen. Die ganze Theorie beruht darauf, daß solche bedeutungslosen Vorkommnisse, die uns aber einen besonderen Eindruck machen, weil sie sich infolge ihrer zufälligen Eigenart aus der großen Masse herausheben, zu unrecht verallgemeinert und in »anthropodoxer« Weise ausgedeutet worden sind.

Es braucht wohl nicht betont zu werden, daß das Vorstehende nicht etwa ein gültiges Referat der Antimimikry-Literatur sein, vielmehr nur in groben Zügen ihre Hauptgedankengänge andeuten soll. Ihren einzelnen Argumenten werden wir im folgenden mehrfach begegnen.

Während in England unter dem Einflusse von E. B. POULTON die positive Richtung bis heute blühte und die Poulton'sche Schule fortgesetzt wertvolles Material sammelte, hat der größte Teil dessen, was in den letzten Jahrzehnten in Deutschland, hauptsächlich von Wien aus (HEIKERTINGER, HANDLIRSCH, WERNER, PRZIBRAM), über visuelle Anpassung geschrieben worden ist, den geschilderten destruktiv-kritischen Charakter. Dabei ging diese Richtung unter Berufung auf Logik und wissenschaftliches Denken so selbstbewußt vor, daß der Außenstehende den Eindruck bekommen mußte, hier werde in überlegener, kritisch besonnener Weise mit altüberkommenen Vorurteilen und Irrtümern, Blüten

⁵ "... apparently on the general principle that a phenomenon which cannot be explained satisfactorily therefore cannot exist" (A. J. NICHOLSON).

einer allzu hypothesenfreudigen Phantasie vergangener Zeiten aufgeräumt. Besonders auf viele vorwiegend auf exakte Methoden eingestellte, der »field zoology« fernerstehende Zoologen machte das sichere Auftreten dieser skeptischen Richtung großen Eindruck. Und da, wie zugegeben werden muß, in der tatsächlichen Fundierung der Deutungen und Theorien wirklich große Lücken waren und unbewiesene Annahmen eine große Rolle spielten, auch schwer die Grenze zwischen unwissenschaftlicher Phantasterei und enthusiastischer Voreiligkeit einerseits, solider Arbeit andererseits zu ziehen war, sind auch viele, die gefühlsmäßig von der Richtigkeit der Deutungen überzeugt waren, unsicher geworden und haben widerwillig zugegeben, daß die alten Theorien wohl kaum zu halten sein würden. Verhältnismäßig wenige bemerkten, daß jene Kritiker auch nicht immer kritisch waren, oft im Eifer und guten Glauben selber in den von ihnen bekämpften Fehler verfielen und mit unbewiesenen Annahmen arbeiteten — nur nach der negativen statt nach der positiven Seite hin. Gewisse grundsätzliche Irrtümer, die sich von vornherein in die Denkweise dieser Autoren eingeschlichen hatten, entwerteten die an sich beachtenswerte von ihnen geleistete Arbeit, und im ganzen muß die vergangene Periode, abgesehen von der tatsächlich dankenswerten Erziehung zu strenger Anforderungen an die Beweise, als recht unfruchtbar bezeichnet werden.

Seit einigen Jahren ändert sich nun das Bild. Gleichzeitig ist von verschiedenen Seiten und mit verschiedenen Methoden auch bei uns positiv eingestellte Arbeit in Angriff genommen worden; und wir stehen heute bereits diesem verwirrenden Fragenkomplex nicht mehr so hilflos gegenüber wie noch vor wenigen Jahren. Diesen Fortschritt darzustellen ist die Aufgabe vorliegenden Referates. Dabei ist nicht Vollständigkeit der Berichterstattung angestrebt. Vielmehr sollen an geeigneten Beispielen vor allem die Methoden vorgeführt werden, mit denen es gelingt, die frühere Unsicherheit zu überwinden.

Drei Fragen verschiedener Natur sind es, die uns entgegentreten, wenn wir über das in den Theorien visueller Anpassung Behauptete Rechenschaft abzulegen uns bemühen:

1. Die Frage, ob der vorausgesetzte ökologische Nutzen (Schutzwirkung usw.) der als visuelle Anpassung aufgefaßten auf das Auge wirkenden Eigenschaften tatsächlich besteht.

2. Die Frage, was uns veranlaßt und berechtigt, eben diese in Frage stehenden Eigenschaften als visuelle Anpassungen, Ein-

richtungen, aufzufassen; — wobei sich eine aufschlußreiche Besinnung darüber, was das eigentlich heißt, von selber ergibt.

3. Falls unter 2. der Berechtigungsnachweis erbracht wird, die Frage, wie wir uns die Entstehung der visuellen Anpassungen zu denken haben.

Ich werde diese drei Fragen, schon um ihre relative Unabhängigkeit voneinander zu zeigen, dann aber auch um der hier so notwendigen gedanklichen Klarheit willen, getrennt behandeln. Es wäre an sich natürlicher, die Einrichtungsfrage an erster Stelle zu betrachten, da wir ja erst ernsthaft nach dem Nutzen fragen, wo wir Grund zur Annahme einer Anpassung zu haben glauben. Aus verschiedenen Gründen mehr psychologischer Natur soll aber mit der ökologischen Tatsachenfrage des Nutzens begonnen werden.

II.

Die Frage des Nutzens.

Die Frage nach dem ökologischen Nutzen ist eine solche, die einer direkten Prüfung zugänglich erscheint. Man hat z. B. bei den verschiedenen Anpassungen mit schützender Wirkung, auf deren Behandlung ich mich in der Hauptsache beschränken möchte, in jedem einzelnen Falle festzustellen, daß ein Tier, welches sonst gefressen worden wäre, infolge seiner visuellen Eigenschaften nicht gefressen wird. Es genügt dabei natürlich, wenn dies bei einem Teil der Gelegenheiten geschieht. Ein absoluter Schutz gegen alle Feinde, ja auch nur ausnahmslos gegen eine feindliche Species, kann nicht erwartet und braucht nicht gefordert zu werden. Im ökologischen Gesamthaushalt der Art, für ihren zahlenmäßigen Bestand und damit etwa ihre Kraft, andere Fährlichkeiten, die ihren Bestand bedrohen, zu parieren, wird auch ein relativer Schutz ins Gewicht fallen. L. BRÜEL [Biol. Zbl. 52 (1932) 26] sagt: »Geschützt ist ein Tier, wenn es Räuber gibt, die am gleichen Ort und bei derselben Gelegenheit ständig oder des öfteren an ihm vorbeigehen, wo sie Gruppengenossen derselben Größe sonst zu greifen pflegen (bei Schutzfärbungen, sobald es vorkommen kann, daß es dank seiner Farbe übersehen wird)«.

Man darf sich nun die Erfüllung der oben genannten Forderung nicht gar zu einfach vorstellen. Es muß ja festgestellt werden, daß das betreffende Tier im Freileben unter natürlichen Umständen dem Tode entgeht, und daß dies infolge seiner

visuellen Eigenschaften geschieht. Alle Experimente mit gefangenen Tieren leiden unter dem prinzipiellen Mangel, daß die ökologischen Verhältnisse kaum je völlig naturgemäß nachgebildet werden können, — u. a. schon deswegen, weil man sie wohl in keinem Falle vollständig kennt, ferner, weil der ökologische Hauptfaktor, nämlich der zu prüfende Feind selbst, meist ein höheres Wirbeltier, in Gefangenschaft in gewissem Sinne nicht mehr das gleiche Tier ist wie in Freiheit. Den Schlüssen aus den experimentellen Befunden auf die Verhältnisse im Freileben haftet daher immer eine beträchtliche Unsicherheit an. Die

direkte Beobachtung der freilebenden Tiere

ist mit noch größeren Unzulänglichkeiten behaftet. Zunächst wird man stets auf vereinzelte Gelegenheitsbeobachtungen angewiesen sein. Die Gelegenheiten werden immer selten sein, für manche Fälle sehr selten. So ist die Aussicht, einmal die Situation zu erleben, wo ein Tier infolge seiner kryptischen Eigenschaften vom Feinde übersehen wird, außerordentlich gering, schon weil diese Tiere auch für unser Auge so gut verborgen sind. Besser liegen die Verhältnisse bei Warntracht und Mimikry, wo es sich um auffällige Tiere mit offener Lebensweise handelt. Aber auch wenn man nun beobachtet, daß ein Räuber ein als Beute geeignetes Tier, dem er begegnet, nicht nimmt, so können wir der Beobachtung selbst nur selten ohne weiteres entnehmen, welches die Ursachen dafür sind, ob insbesondere visuelle Eigenschaften des Beutetieres eine Rolle gespielt haben oder z. B. ein Geruch, oder ob der Räuber nur keinen Appetit hatte. Am klarsten sind solche Beobachtungen, wo eine Auswahl des Räubers unter gleichzeitig verfügbaren verschiedenen Beutetieren direkt festgestellt werden kann. Über derartige Beobachtungen hat z. B. G. D. HALE CARPENTER in seinem an derartigen Freilandbeobachtungen außerordentlich reichen Buch »A Naturalist in East Africa« aus Ostafrika berichtet: Er sah, wie Bachstelzen (*Motacilla vidua*) von den an einer Quelle trinkenden Schmetterlingen verschiedener Arten eine große Anzahl weggingen, dabei aber einige Arten, obwohl davon große Mengen vorhanden waren, völlig verschonten, nämlich gewisse Weißlinge (*Belenois* und *Pinacopteryx*), eine Danaidenart (die als Mimikrymodell geltende *Tirumala mercedonia*) und den als *Acraea*-Nachahmer geltenden *Papilio ridleyanus*. Derartige Beobachtungen sind von allergrößtem Wert vor allem zur Ergänzung und Bestätigung der mit

anderen Methoden gewonnenen Resultate. Wie gering dagegen der Wert von Einzelbeobachtungen über das Gefressenwerden bestimmter Formen ist, geht aus dem hervor, was weiter unten bei den Verfütterungsexperimenten über die Relativität der Genießbarkeit zu sagen sein wird. Es kann wohl als aussichtslos bezeichnet werden, jemals die Wirksamkeit vermuteter visueller Anpassung allein durch direkte Beobachtung frei lebender Feinde bei der Nahrungssuche prüfen zu wollen.

Mageninhalts-Analysen.

Es besteht aber eine andere Möglichkeit festzustellen, was ein freilebendes Tier frißt und was es nicht frißt, nämlich nachzusehen, was es im Magen hat (ferner: Kropfinhalt, Überreste in Gewölben und Exkrementen). Besonders bei den die Nahrung nicht zerstörenden Vögeln, Eidechsen und Fröschen werden sich die zuletzt gefressenen Insekten in erkennbarem Zustande im Magen vorfinden. Tatsächlich hat man besonders auf der Seite der Gegner der Trachthypothesen große Hoffnungen auf diese Methode für eine endgültige Lösung der Frage gesetzt. Dabei machte man sich aber häufig zu optimistische Vorstellungen über die Beweiskraft derartiger Befunde. Sätze wie: »Ein Insekt, das sich im Magen eines Feindes findet, kann nicht vor diesem geschützt sein« (HEIKERTINGER in Abderhaldens Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden, Abtlg. IX, Teil 4, H. 1, S. 115) sind nur richtig, wenn absoluter Schutz gemeint ist. Ein solcher kommt aber wohl nur in den seltensten Fällen in Frage. Und um das Vorhandensein oder Fehlen eines relativen Schutzes bei einer Form nachzuweisen, genügt es nicht, die aus Mageninhalten ersichtlichen Zahlen der Gefressenen zu kennen; — was man wissen müßte, ist deren Verhältnis zur Zahl der Fälle, in denen ein Individuum der betreffenden Art in kritischer Situation von einem Angehörigen der betreffenden Feindes-Species verschont geblieben ist. Darüber kann man natürlich durch diese Methode allein nie genügende Auskunft erhalten. Der Vergleich der in den Mägen gefundenen Zahlen mit den vermutungsweise der betreffenden Species in ihrem Jagdgebiet begegnenden Individuenzahlen der betr. Beute-Tierarten wird nur zu ganz rohen Schätzungen führen können. Und nur in den extremen Fällen, wo eine Insektenform regelmäßig in großen Mengen bei einer Vogelspecies gefunden wird, ist der Schluß gesichert, daß ein irgendwie beträchtlicher Schutz gegen diesen Feind nicht vorliegen kann. Dann bleibt aber immer noch

zu prüfen, ob nicht ein wirksamer Schutz gegen andere in Betracht kommende Feinde vorhanden ist.

Über solche einfachen Schlüsse aus dem mehr oder weniger häufigen Vorkommen der einzelnen Formen in Vogelmägen hinaus ist in neuester Zeit von W. L. MCATEE ein groß angelegter Versuch unternommen worden, durch Auswertung eines umfangreichen Materials, das einen großen Umkreis sowohl verschiedenartiger Vögel wie auch verschiedenartiger Beutetiere betrifft, auf vergleichend statistischem Wege die Unwirksamkeit der angeblichen Schutzanpassungen, insbesondere auch der visuellen, nachzuweisen⁶. Er bearbeitete das ungeheure, in den Vereinigten Staaten zu anderen Zwecken seit 1885 zusammengebrachte Material von Magenuntersuchungen frisch geschossener Vögel: 80000 Vogelmägen mit gegen 240000 Bestimmungen gefressener Tiere. Mit Hilfe dieses Materials glaubt er zeigen zu können, daß die Insekten von den Vögeln einfach entsprechend der Häufigkeit ihres Vorkommens gefressen werden (*proportional predation*); und dies hält er für einen Beweis dafür, daß die angeblichen Schutzanpassungen wirkungslos sind.

Um die Darstellung nicht zu belasten, verzichte ich im folgenden darauf, den schwierigen Begriff der »Häufigkeit des Vorkommens« zu definieren und ihn scharf von dem Begriff der Vermehrungsziffer zu trennen. Die dadurch bedingte Unklarheit ist für das Grundsätzliche der Überlegung unwesentlich.

Betrachten wir zunächst das Berechnungsverfahren, das den Vergleich zwischen der Häufigkeit des Vorkommens und der Häufigkeit des Gefressenenwerdens ermöglichen soll. Die kleinste betrachtete Einheit für die Beutetiere ist die Familie (!). Es wird nun beispielsweise aus dem gesamten Material ausgezählt, wie oft Arten, die zu der Ordnung der Coleopteren gehören, also Käfer, in den Mägen gefunden wurden. Es konnte dabei aber nicht die Zahl der gefundenen Käferindividuen zugrunde gelegt werden, da die Individuenzahlen bei einem Teil der Analysen nicht notiert sind, sondern nur, daß die und die Art in einem Magen vorhanden war. Es kann also nicht die tatsächliche Anzahl der gefressenen Tiere angerechnet werden, sondern nur die Zahl der Mägen, die die einzelnen Arten enthielten, — zweifellos eine bedenkliche Fehlerquelle, da nun ein Magen mit einem einzigen Individuum einer Art ebenso viel zählt, wie ein Magen mit 100 Individuen einer Art. — Es wird also die Gesamtzahl der Käferfunde berechnet.

⁶ MCATEE, W. L., Effectiveness in nature of the so-called protective adaptations in the animal kingdom, chiefly as illustrated by the food habits of nearctic birds. Smithsonian Miscellaneous Collections Vol. 85, Number 7, Washington 1932.

Dann wird gezählt, wie viele von diesen Käfern z. B. Carabiden, wie viele Coccinelliden sind usw., und wieviel Prozent von der Gesamtmenge der Käfer diese Zahlen ausmachen, d. h. es wird der prozentuale Anteil der Familien an der Summe der gefressenen Käfer berechnet. Und ebenso für die anderen Ordnungen. Was die Vögel anbetrifft, so wird überhaupt nicht differenziert, sondern die Zahlen beziehen sich auf die Gesamtheit aller untersuchten Vogelmägen ohne Unterschied der Art.

Die erforderlichen Vergleichszahlen, die ausdrücken müssen, in welcher Häufigkeit der Individuen die einzelnen Familien den Vögeln als Beute zur Verfügung stehen, können begreiflicherweise auf direktem Wege nicht gewonnen werden. Für eine Schätzung wird die etwas kühne Voraussetzung zugrunde gelegt, daß die Individuenzahlen der verschiedenen Familien innerhalb einer Ordnung sich etwa so zueinander verhalten wie die Anzahlen der den Familien zugehörigen Species, daß also z. B. eine Familie A, die 5mal so viel Arten enthält als die Familie B, auch ungefähr 5mal so viel Individuen (aller Arten zusammengenommen) enthalten wird als B. Diese für die Individuenzahlen stehenden Specieszahlen werden nun ebenfalls in Prozenten, bezogen auf die Specieszahl der ganzen Ordnung, ausgedrückt und unmittelbar als Vergleichszahlen benutzt. Das gleiche Verfahren wurde auf die Ordnungen, bezogen auf die Gesamtheit der Insekten, angewandt, und höher hinauf bis zu den Tierstämmen, bezogen auf die Gesamtheit der Tiere.

Das Resultat dieser rechnerischen Leistung, bei der alle Prozentzahlen, auch die auf eine einzige Bestimmung gegründeten, auf die 4. Dezimalstelle ausgerechnet wurden, ist die Feststellung einer »Tendenz« zur Übereinstimmung der beiden Prozentzahlenreihen, die aber, wie McATEE selbst zugibt, nur ganz im Groben vorhanden ist, während im einzelnen starke Abweichungen nach beiden Seiten die Regel bilden. McATEE steht aber nicht an, darauf die Behauptung der »proportional predation« zu gründen.

Nehmen wir aber einmal an, die Berechnung sei einwandfrei und würde einen solchen Schluß erlauben, dann könnte proportional predation nichts anderes bedeuten als daß »die Vögel« in ihrer Gesamtheit von jeder Insektenfamilie so viel konsumieren, wie deren Individuenzahl entspricht. (Es kann wohl angenommen werden, daß eine Proportion in großen Zügen, wie sie McAtees Rechnung ergibt, etwa den Tatsachen entspricht; ja es ist wohl möglich, daß sie sich bei weniger fehlerhaften Ansätzen als noch

genauer herausstellen würde.) Ja, nehmen wir weiter an, daß das gleiche Verfahren, bis zur Species herunter durchgeführt, was MCATEE nicht versucht hat, auch für die einzelnen Species der Beute-Insekten die proportional predation ergeben würde, so würde das wieder nichts anderes heißen, als daß jede Species allen Vögeln zusammengenommen so viele Individuen als Futter liefert, wie ihrer Häufigkeit entspricht. Ein solches Resultat wäre allerdings kaum mehr zu erwarten. Aber auch wenn es zuträfe, dürfte aus ihm nicht geschlossen werden, was MCATEE bereits aus seinem auf die Familien beschränkten Resultate schließt, — daß nämlich die Vögel keine Nahrungswahl üben. Das kann doch nur heißen, daß der einzelne Vogel. Species, ja Individuum, keine Auswahl trifft, sondern einfach alles frißt, was ihm begegnet und was er bewältigen kann. Das also schließt MCATEE aus seinen Zahlen und behauptet, daß dafür, was die Vögel fressen, lediglich die Verfügbarkeit (availability) maßgebend ist, — daß sie sich so verhalten, als ob die sogenannten Schutzanpassungen nicht vorhanden wären, so daß also diese als unwirksam betrachtet werden müssen, mithin zu Unrecht überhaupt von Schutzanpassungen gesprochen wird.

Bei einer so generellen Betrachtung dessen, was »die Vögel« fressen, könnte sich die Auswirkung einer Schutzanpassung auf die Nahrungswahl in einem genügend deutlichen, die grobe Proportionalität durchbrechenden Vernichtungs-Minus für die geschützte Form nur in solchen gewiß seltenen Fällen bemerkbar machen, wo alle oder annähernd alle Vogelspecies in gleicher Weise auf die betr. Eigenschaft reagieren. In allen übrigen Fällen, zweifellos der großen Masse, wo die verschiedenen Vogelarten sich verschieden verhalten, kann die Frage, ob eine Nahrungswahl besteht, bei der Schutzanpassungen eine Rolle spielen, nur durch die Futteranalyse der einzelnen Species beantwortet werden. Nur diese kann daher auch Auskunft geben über die Frage, ob die vermutlichen Schutzeinrichtungen gegenüber einem größeren oder kleineren Teil der möglichen Feinde wirksam sind. Und nur das ist es ja, was gezeigt werden muß, um von Schutz sprechen zu können.

Die generelle Betrachtungsweise MCATEES verfehlt diesen methodisch allein richtigen Weg. Die ungeheure rechnerische Arbeit ist völlig umsonst geleistet worden. Sie lehrt nichts weiter, als daß bei der Vernichtung des Nachkommenüberschusses — über die wir aus der durchschnittlichen Konstanz der Individuenzahlen

a priori wissen, daß durchschnittlich alle Nachkommen eines Paares bis auf zwei, die wieder zur Fortpflanzung kommen, eliminiert werden —, daß an dieser Vernichtung des Überschusses »die Vögel« ungefähr gleichmäßig bei den verschiedenen Insekten beteiligt sind. Nichts zeigt wohl deutlicher, wie wenig MCATEE das eigentliche Problem sieht, als daß er im Schlußwort sagt: Wenn man außer den Vögeln noch alle weiteren Todesursachen in Betracht zöge, weitere Räuber, Parasiten, Krankheiten, klimatische Faktoren, so würde die Proportionalität zwischen der Zahl der lebenden Individuen jeder Art und der Vernichtungsziffer vollkommen werden, und dadurch würde dann mit vollkommener Sicherheit sich zeigen, daß alle sogenannten Anpassungen nutzlos sind. Nun, das hätte der Autor gleich anfangs sagen können; denn daß jene Proportionalität besteht, müssen wir aus der Zahlenkonstanz des Artbestandes ableiten. Dann hätte er gar nicht zu rechnen brauchen. Und es wäre von vornherein klar geworden, daß sein Beweisverfahren auf einem grundsätzlichen Mißverständnis beruht: Nach MCATEE müßte sich die Wirksamkeit einer Schutzanpassung in einer Durchbrechung der proportionalen Vernichtung zeigen, d. h. aber doch in einer Durchbrechung der Zahlenkonstanz, in einem fortgesetzten Anwachsen der Individuenzahl der geschützten Art. Da es das nicht gibt und nicht geben kann, so können Anpassungen nicht von Nutzen für die Art sein — richtiger gesagt: Anpassungen kann es nicht geben.

Die Konstanz der Individuenzahl bei den einzelnen Arten ist ein eigenes, äußerst verwickeltes Problem. Insbesondere ist die Frage keineswegs leicht zu beantworten, welche Rolle etwa die Wirkung von Schutzanpassungen in dem Regulationsprozeß spielt, auf dem die Zahlenkonstanz beruhen muß. Jedoch kann man wohl mit Recht annehmen, daß Schutzanpassungen — genau so wie andere Anpassungen an Außenbedingungen — einen mitbestimmenden Faktor für die absolute Höhe der Individuenzahl ausmachen, in der eine bestimmte Art in einer Gegend durchschnittlich vorkommt. Wohlverstanden: für die absolute Höhe der Zahl, nicht etwa die relative im Vergleich zu anderen Arten, — so daß man etwa finden müßte, daß eine Art, die eine bestimmte sehr wirksame visuelle Schutzanpassung, z. B. Blattähnlichkeit, besitzt, in merklich größerer Individuenzahl vorkommt, d. h. häufiger ist als eine andere Art des gleichen Lebensraumes, die keinen visuellen Schutz genießt. Diese Forderung ist oft ausgesprochen und aus ihrer Nichterfüllung ist auf die Unwirk-

samkeit der betr. visuellen Einrichtung geschlossen worden. Dabei wird vergessen, daß die betr. Schutzeinrichtung nur ein Faktor in einem Komplex von Faktoren ist, dessen Gesamt-wirkung die Häufigkeit bestimmt, und daß das Fehlen dieses Faktors bei einer anderen Art durch andere Faktoren, z. B. den Besitz anderer Anpassungen, etwa bestimmter Fluchtinstinkte oder hohe Vermehrungsziffer u. dgl., kompensiert und evtl. über-kompensiert sein kann. Ebensowenig wie durch ein stetiges Anwachsen der Individuenzahlen wird sich also die Wirksamkeit einer bestimmten Anpassung in einer besonders hohen konstanten Individuenzahl bemerkbar machen müssen (womit nicht gesagt sein soll, daß sie dies nicht kann). Kurz gesagt, und das ist sehr wichtig: Einen Beweis für Wirksamkeit oder Nichtwirksamkeit von Anpassungen aus dem normalen Zahlenbestand der Art gibt es nicht, weil dieser Bestand von einem Komplex von Faktoren abhängig ist, in dem neben dem fraglichen Faktor zahlreiche unbekannte Faktoren enthalten sind. Eine Analyse des Faktorenkomplexes ist nur durch Eingriff in den natürlichen Bedingungskomplex möglich, am einfachsten durch Ausschaltung der Wirkungsmöglichkeit für die fragliche Eigenschaft selbst bei sonst unverändert bleibenden Verhältnissen. Wenn das *Trochilium* seine Wespenähnlichkeit verlöre oder die Segelfalterraupe ihre grüne Farbe usw. — oder noch besser: wenn alle Wespen verschwinden würden, alle Blätter rot würden, dann müßte sich zeigen, ob nun bei den betr. Formen die Individuenzahl auf einen niedrigeren konstanten Wert sinken würde oder gar ein dauerndes Überwiegen der Vernichtungsziffer über die Vermehrungsziffer eintreten würde, das zuletzt zum Aussterben der Form führen müßte, — oder aber, ob dem durch Neuanpassung Einhalt geboten würde. Für manche Fälle lassen sich sogar prinzipiell ausführbare Experimente aus-denken. Wenn man z. B. alle Baumstämme im Walde gleichmäßig weiß streichen würde, dann müßte sich zahlenmäßig zeigen, ob die Rindenfärbung der Nachtfalter, die am Tage auf Baumstämmen ruhen, für sie von Nutzen ist, vorausgesetzt, daß sie sich weiter auf die Stämme setzen würden. Glücklicherweise ist eine solche direkte Prüfung der Einwirkung auf den Zahlenbestand nicht die einzige Möglichkeit, der Frage beizukommen. Wir werden weiter unten indirekte Methoden kennenlernen, die mit bescheidenen experimentellen Mitteln arbeiten.

Aber nun, nach dieser durch den inneren Zusammenhang gebotenen Abschweifung zurück zur Methode der Vogelmagen-

untersuchung. MCATEES seltsames Unternehmen, ein Musterbeispiel irrtümlicher Schlußfolgerung aus statistischen Befunden, ist, wie wir gesehen haben, als mißglückt zu betrachten. Es hat wegen des exakten Anstriches auf manche großen Eindruck gemacht, hat aber auch scharfe Kritik von verschiedenen Gesichtspunkten aus erfahren, die in zwei interessanten Diskussionen [Nature 130 (1932) 66, 202, 696, 848, 961 und Proc. ent. soc. Lond. 7 (1932) 79–105] niedergelegt ist. In der letzteren hat sich auch der bekannte englische Statistiker R. A. FISHER geäußert und MCATEES Berechnungsverfahren jeden Wert abgesprochen.

Diese Ablehnung bezieht sich natürlich nur auf eine methodisch fehlerhafte Anwendung, nicht auf die Methode überhaupt. Bei richtiger Fragestellung geben die Inhalte der Mägen von insektenfressenden Tieren wertvolle Auskunft über die Wirksamkeit von Schutzanpassungen; und während bisher diese Methode ganz einseitig von den Gegnern der Trachthypothesen als ihre wertvollste Waffe gehandhabt worden ist, zeigt sich heute mehr und mehr, daß sie bei sorgfältiger und unvoreingenommener Auswertung ihrer Resultate wohl geeignet ist, positives Material für die Wirksamkeit visueller Anpassung zu liefern. Zunächst zeigen sich, sowie man die Vogelgattungen und -Arten einzeln betrachtet, große Unterschiede in der Verteilung der Beuteinsekten, die nicht durchweg auf verschiedene Lebensweise der betr. Vögel zurückgeführt werden können, vielmehr z. T. auch bei Arten, die gleichzeitig auf die gleiche Weise im gleichen Revier jagen, vorhanden sind und daher auf ein verschiedenes Verhalten der Vögel gegenüber den verschiedenen ihnen begegnenden Insekten, also auf Nahrungswahl, zurückgeführt werden müssen.

Die Feststellung einer Nahrungsauswahl allein besagt noch nichts darüber, ob dabei die Wirkung von Schutzanpassungen eine Rolle gespielt hat. HEIKERTINGER hat besonders betont, daß die Räuber vielfach Geschmacksspezialisten sind. Das trifft zweifellos zu. Es fragt sich aber, ob die Spezialisierung eine freie, unabhängige ist, oder ob dabei eine Beziehung zu bestimmten Qualitäten der Beutetiere, eben den als Schutzanpassungen aufgefaßten, besteht. Mit dem Hinweise darauf, daß jede Form ihre Verfolger hat, ist hier nichts ausgerichtet. Man hätte für jede Insektenart bzw. für jede gleichförmige Gruppe zu untersuchen, wie viele Feinde sie hat, in deren Futter sie einen beträchtlichen Bruchteil ausmacht. Wenn sich dabei größere Unterschiede herausstellen sollten, so wäre zu prüfen, ob die weniger beliebten Formen zu denen gehören,

die als abstoßend aufgefaßte Eigenschaften und zugehörige Warnfärbung besitzen oder mimetische Nachahmer solcher Formen sind. Andererseits wären die verschiedenen Vögel auf die Reichhaltigkeit ihrer Speisekarte zu untersuchen und zu prüfen, ob vielleicht diejenigen die strengsten Spezialisten sind, die gerade jenen geschützten Formen nachstellen. So könnte evtl. festgestellt werden, ob ein Einfluß schützender Eigenschaften und darauf basierter visueller Anpassungen (Warnfärbung) auf das Spezialistentum und damit auf die Nahrungswahl besteht. Diese Zusammenhänge würden wohl eine statistische Bearbeitung des in den Vereinigten Staaten vorliegenden Materials lohnen. Vorerst sind wir auf die extremen Fälle angewiesen. Auf einige davon aus der nordamerikanischen Fauna hat F. M. JONES im Zusammenhang mit seinen Experimenten (s. u. S. 279f.) hingewiesen. Es gibt tatsächlich Insekten, die von Vögeln überhaupt nicht oder nur ganz ausnahmsweise gefressen werden, und es sind dies Formen mit ausgesprochener Warnfärbung. Der Käfer *Calopteron reticulatum*, zu der Familie Lycidae gehörig, findet sich in keinem der 80000 Vogelmägen. Das Tier ist auffallend gelb und schwarz gefärbt, träge, lebt offen auf Blättern. Die Lyciden gehören zu den am häufigsten und von den Vertretern der verschiedensten Insektenordnungen nachgeahmten Mimikry-Modellen. — Der rot-schwarze Bockkäfer *Tetraopes tetraophthalmus* fand sich bei nur vier Vogelarten in im ganzen neun Mägen (letztere Zahl nach MCATEE!). Dabei ist er ein häufiges Tier von offener Lebensweise und träge. — Ähnliches gilt für die rot-schwarze Wanze *Lygaeus kalmii*. Die beiden letztgenannten Formen nähren sich von Giftpflanzen (*Asclepias*). Ein weiteres fast vollständig immunes Insekt ist die Meloide *Epicauta marginata*.

In den letzten Jahren hat HUGH B. COTT die Methode der Mageninhaltsuntersuchungen auf *Amphibien* ausgedehnt und dabei zunächst immer wieder große Unterschiede in der Nahrungswahl auch nah verwandter und in gleicher Umwelt lebender Formen gefunden. Ich gebe hier eine seiner Tabellen wieder, die sich auf 17 Frösche und 45 Kröten bezieht, die am gleichen Ort gefangen wurden.

	<i>Rana temporaria</i> (17)	<i>Bufo vulgaris</i> (45)
Mollusca	24,8%	0,6%
Lepidoptera	13,4%	2,4%
Diptera	9,1%	0,9%
Formicidae	0,4%	41,4%

Ferner aus dem Vergleich zweier ostafrikanischer Baumfrösche vom gleichen Fundort:

	<i>Megalixalus forna-</i> <i>sinii</i> (360)	<i>Hyperolius bayoni</i> (110)
Lepidoptera . .	4,8%	0,2%
Diptera	26,3%	0,4%
Hemiptera . . .	46,3%	1,6%
Formicidae . .	10,8%	96,2%

(Beide Tabellen aus der oben S. 270 erwähnten McATEE-Diskussion in den Proc. ent. soc. Lond.).

Interessant ist in beiden Fällen das Verhalten gegenüber Ameisen. Auch bei den Vögeln gibt es da ein ausgesprochenes Spezialistentum (Spechte).

Durch den Nachweis der Nahrungsauswahl bei den Baumfröschen hat COTT gezeigt, daß auch bei ihnen die Voraussetzungen für eine eventuelle Wirksamkeit von Warnfärbungen gegeben ist. Durch Magenuntersuchungen an etwa 1100 Baumfröschen (29 Arten aus 14 Gattungen) vom unteren Sambesi und 127 Laubfröschen (*Hyla arborea*) von Gran Canaria hat er es sehr wahrscheinlich gemacht, daß Warnfärbungen bei diesen Anuren tatsächlich mit die Futterwahl bestimmen. Er schließt dies aus dem außergewöhnlich kleinen prozentualen Anteile, den auffallend gefärbte Insekten an der Nahrung haben. Leider fehlen wieder — der immer wiederkehrende Hauptmangel dieser Methode — auch nur annähernde Angaben über das Verhältnis, in dem aposematische und andere Insekten den Fröschen begegnet sind. Und wenn auch sicher angenommen werden kann, daß es an auffallend gefärbten Formen im Jagdgebiet der Frösche nicht gefehlt hat, daß besonders gewisse Gruppen, wie Pentatomiden usw., die in den Mägen ganz fehlen, draußen nicht gefehlt haben, und wenn auch dem Urteil und der Faunenkenntnis des erfahrenen Autors weitgehend vertraut werden darf, so kann natürlich von einem strengen Beweis doch nicht gesprochen werden. (COTT, HUGH B., On the Ecology of Tree-Frogs in the Lower Zambezi Valley, with special reference to Predatory Habits considered in relation to the Theory of Warning Colours and Mimicry. Proc. zool. soc. Lond. 1932, 471–541 und über *Hyla arborea* in Proc. zool. soc. Lond. 1934.)

Es dürfte aufgefallen sein, daß im Zusammenhang mit den Magenuntersuchungen stets nur von der Warnfärbung die Rede ist, gar nicht von der kryptischen Anpassung (Tarnung). Das hat zunächst einmal einen äußerlichen Grund: Die Richtigkeit der

Warnfärbungshypothese wird als Voraussetzung der meist interessierenden und meist umstrittenen Mimikryhypothese angesehen. Genau genommen ist die Voraussetzung nur die relative Ungenießbarkeit der »Modelle«. Da aber tatsächlich die meisten Modelle auffallend gefärbt und gezeichnet sind, so daß man, nicht ganz mit Recht, die Mimikry als Scheinwarnfärbung bezeichnet hat, so besteht im großen und ganzen jene Verknüpfung zu Recht.— Ein zweiter Grund liegt in der Natur der Sache: Bei der Wirkung der kryptischen Einrichtungen spielt keine aktive Nahrungswahl des Räubers (Annahme oder Ablehnung einer gesehenen Beute) mit, vielmehr ist das Finden oder Nichtfinden der Beute das allein Entscheidende; denn da die kryptischen Formen im allgemeinen als voll genießbar vorausgesetzt werden, wird jedes einmal gesehene Tier auch gefressen werden. Und da es vielfach vom Zufall abhängen wird, ob z. B. ein Vogel ein visuell verstecktes Insekt aufstöbert oder auf ein leichter zu sehendes, weil nicht so günstig sitzendes Individuum stößt, so wird man nicht so starke und differenzierte Auswirkungen erwarten wie bei der Warnfärbung. Immerhin wird man damit rechnen können, daß die besonders vollkommen getarnten Formen in beträchtlicher Zahl nur von Spezialisten erbeutet werden, die entweder mit besonders überlegenen Fähigkeiten der visuellen Wahrnehmung ausgestattet sind oder aber mit anderen, nicht rein visuellen Methoden suchen, z. B. durch systematisches Abtasten der ganzen Rindenoberfläche mit dem Schnabel. (Meisen tun dies mit großem Erfolg, nach brieflicher Mitteilung von Herrn F. STEINIGER.) Genau wie bei der Warnfärbung bedeutet auch hier der Befund, daß eine Art nur Spezialisten zu wesentlichen Feinden hat, einen Beweis für die Wirksamkeit ihrer visuellen Anpassung, hier also der kryptischen. Ob es auch Fälle gibt, wo eine Art durch kryptische Anpassung der Verfolgung überhaupt oder fast ganz entgeht, könnte ebenfalls durch die Methode der Magenuntersuchung geprüft werden. Es ist nicht sehr wahrscheinlich.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Methode der Magenuntersuchungen, richtig angewandt, ein wertvolles Hilfsmittel in der Behandlung unserer Frage darstellt, aber durchaus nicht fähig ist, allein die Lösung herbeizuführen⁷. Auch sie ist mit

⁷ Die große Beliebtheit dieser Methode bei den hypothesenfeindlichen Freunden solider Tatsachen ist wohlverständlich. Zweifellos ist in dem schwankenden Getriebe kühner Hypothesen und verwickelter Schlußfolgerungen die Gewißheit wohltuend, daß ein Tier, das sich in einem Magen vorfindet, sicher gefressen worden ist; — wieviel diese Tatsache wert ist, hängt aber doch wieder davon ab, was weiter daraus geschlossen werden kann.

schwerwiegenden Mängeln behaftet und der Gefahr fehlerhafter Ausdeutung ausgesetzt; auch sie bedarf dringend der Ergänzung durch andere Methoden, — vor allem der experimentellen, denen wir uns nunmehr zuwenden.

Experimente.

A. WEISMANN hat schon in den 70er Jahren versucht, die Ungenießbarkeit der auffallend gefärbten Insekten experimentell festzustellen, indem er solche »warngefärbten« Formen mit gefangen gehaltenen Insektenfressern (Vögeln, Eidechsen) konfrontierte. Ausgedehnte Versuchsreihen dieser Art sind in England von POULTON, POCOCK u. a. durchgeführt worden. Derartige Versuche hatten stets die Form, daß dem Versuchstier ein Insekt angeboten und daß beobachtet wurde, ob es gefressen wurde oder nicht, und wie sich das Versuchstier dabei benahm: ob es Gier, Scheu usw. an den Tag legte. Möglichst häufige Wiederholungen mit der gleichen Insektenart sollten dann zeigen, ob diese Art regelmäßig angenommen oder verweigert wurde. Die Resultate waren derart, daß sie wohl den positiv eingestellten Autoren selbst als Bestätigung ihrer Überzeugung genügten, einer skeptischen Kritik aber nicht standzuhalten vermochten. Das Verhalten der Versuchstiere war so schwankend, — d. h. nicht nur verschiedene Arten reagierten verschieden, sondern auch die einzelnen Individuen bei verschiedenen Prüfungen mit dem gleichen Objekt —, daß es zuletzt auf ein, naturgemäß subjektives, Abwägen des Für und Wider hinauslief, wobei es besonders darauf ankam, wie man die Einzelheiten im Benehmen der Versuchstiere auslegen wollte. Manche positiven Resultate blieben anfechtbar, weil die Versuchsbedingungen unnatürliche waren: Vielfach wurden Hühner zu den Versuchen verwendet, einheimische Insekten wurden exotischen Vögeln vorgelegt. So war es für die Gegner (besonders HEIKERTINGER und McATEE) ein leichtes, die aus den Versuchen gezogenen Schlußfolgerungen zu zerreden oder durch entsprechend dargestellte eigene Versuche der gleichen Art zu widerlegen. Es gibt wohl kaum eine trostlose Tätigkeit als das Studium dieser Literatur, die den Beweis für die vollkommene Hilflosigkeit der experimentellen Methode auf unserem Gebiete zu erbringen scheint. Es mußte der Eindruck entstehen, daß die in der Natur der Sache liegenden Schwierigkeiten, die einer experimentellen Lösung der Nützlichkeitsfrage entgegenstehen und von denen bereits oben die Rede war, unüberwindliche seien. Diese

Anschauung ist mehrfach vertreten worden, so von McATEE in einer besonderen Arbeit; und noch in einem 1932 gehaltenen Vortrag sagt von BUDDENBROCK, »daß in unserem Falle das Experiment meist mit so vielen Fehlern belastet ist, daß es als Beweismittel wertlos ist«.

Diese pessimistische Haltung muß heute aufgegeben werden, nachdem, z. T. in allerletzter Zeit, einige vorbildliche experimentelle Untersuchungen herausgekommen sind, in denen durch z. T. ganz einfache, höchst sinnreiche Methoden die bisher kaum erkannte Hauptfehlerquelle ausgeschaltet und nun auf einmal überzeugende positive Resultate gewonnen werden konnten.

Wieder beziehen sich diese Untersuchungen in erster Linie auf die

Warnfärbung.

G. D. HALE CARPENTER, ein ausgezeichneter Beobachter, arbeitete in Ostafrika mit jungen Affen (*Cercopithecus*), deren enormes Ausdrucksvermögen selten einen Zweifel über die Bedeutung ihres Benehmens gegenüber den angebotenen Insekten zuläßt. Man lese CARPENTERS lebensvolle Schilderungen seiner Versuche in seinem Buche »A naturalist in East-Africa⁸. Er prüfte mit einem solchen Affen 244 Insektenarten der verschiedensten Ordnungen auf Genießbarkeit. Die Resultate waren zwar, was die Frage anbetraf, ob und in welchem Grade der Affe die einzelnen angebotenen Insektenarten als wohl schmeckend oder widerwärtig beurteilte, ungewöhnlich klar, wohl infolge der günstigen Eigenschaften des Affen als Versuchstieres. Aber durchaus nicht jede auffallend gefärbte Form erwies sich als ungenießbar, nicht jede unscheinbare als genießbar. Die alte Unsicherheit darüber, ob das Aussehen etwas mit der Genießbarkeit zu tun habe, wäre bestehen geblieben, wenn nicht die große Zahl der Insektenarten eine zahlenmäßige Auswertung erlaubt hätte, die nun den Fortschritt ausmacht. CARPENTER ging von vornherein so vor, daß jede Art vor dem Versuch als kryptisch oder aposematisch klassifiziert wurde. Dabei wurden nur Insekten verwendet, die der Autor selbst in ihrer natürlichen Umgebung gesehen und dann gefangen hatte, so daß die visuelle Wirkung des frei lebenden Insektes für die Einreichung in die beiden Gruppen maßgebend war, nicht der oft irreführende des isolierten Tieres. Die so gewonnenen Zahlen wurden nun mit den Zahlen verglichen die sich

⁸ Ausführliche Veröffentlichung der Versuche: Transactions of the Entomological Society of London 1921, 1-105.

in den Versuchen für die zwei Gruppen »genießbar, edible« und »ungenießbar, distasteful« ergeben hatten. Und dabei zeigte sich eine hohe Korrelation zwischen kryptisch und genießbar, zwischen aposematisch und ungenießbar (s. Abb. 1). Von den 143 als aposematisch eingereihten Arten hatten sich 120, d. h. 84%, als mehr oder weniger ungenießbar erwiesen, von den 101 kryptischen Arten 83, d. h. 82%, als genießbar.

In den Tropen kommen Affen durchaus als Insektenvertilger in Betracht, wenn sie auch sicher verglichen mit den Vögeln nur eine geringe Rolle spielen. Entsprechende Versuche mit Vögeln

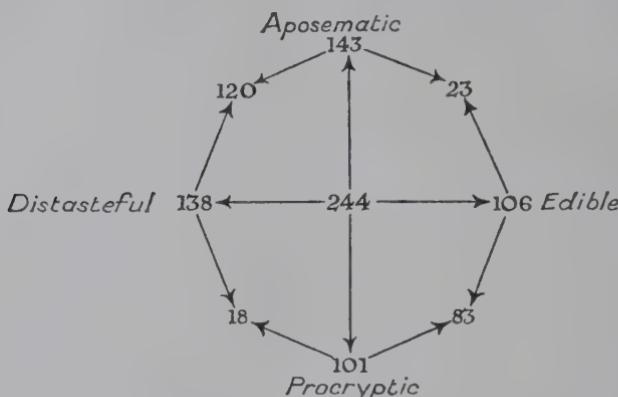


Abb. 1. Erklärung im Text. (Nach HALE CARPENTER.)

wären sehr erwünscht. Sie dürften aber mit erheblich größeren Schwierigkeiten verbunden sein wegen des außerordentlich großen Einflusses des Sättigungsgrades auf die Futterwahl der Vögel. Auch bei den Affen machte sich dieser Faktor geltend. Wenn sie aber nicht gerade heißhungrig waren, reagierten sie einigermaßen konstant. Es genügte daher, wenn ihnen CARPENTER vor den Versuchen eine Anzahl der gern genommenen gewöhnlichen Heuschrecken gab. Bei den Vögeln dagegen macht sich dieser Einfluß auf der ganzen Skala vom stärksten Hunger bis zur Übersättigung aufs feinste abgestuft bemerkbar; und der Begriff der Ungenießbarkeit läßt sich daher bei ihnen nur in ganz relativiertem Sinne anwenden. Die Erkenntnis dieser Schwierigkeit und die Methode, ihrer Herr zu werden, verdanken wir C. F. M. SWYNNERTON⁹. Dieser Forscher wollte die Grundlagen der Theorie von der Mimikry zwischen Schmetterlingen prüfen. Dazu führte er

⁹ SWYNNERTON, C. F. M., Experiments and observations bearing on the explanation of form and colouring. J. Linnean Soc. Zoology 33 (1919).

sehr umfangreiche Experimente mit Vögeln und Schmetterlingen in Afrika aus. Zuerst ging er so vor: Er verfütterte an seine Vögel lange Serien der verschiedenen Schmetterlinge, damit sie die einzelnen Arten nach Aussehen und Geschmack kennen lernen konnten. Dann machte er Bevorzugungsprüfungen, indem er dem Vogel mehrere verschiedene Schmetterlinge gleichzeitig zur Auswahl anbot und notierte, in welcher Reihenfolge sie genommen wurden. Die Hoffnung, so mit der Zeit zu einer Geschmacksrangliste für den betr. Vogel zu kommen, wurde nicht erfüllt. Die Wahlfolge der Vögel war schwankend; eine sichere Ordnung zeigte sich nicht. Der Autor hat so, wie er selbst sagt, ein halbes Jahr mit über 500 Experimenten und vielen tausenden von Schmetterlingen verschwendet, bis er experimentieren lernte, — d. h. bis er die Methode entwickelte, die nun doch ein klares Resultat brachte. Diese Methode besteht in folgendem: Die Schmetterlinge werden einzeln nacheinander angeboten, und als Grundlage für die Aufstellung der Rangordnung wird ausschließlich die Beobachtung verwendet, daß eine Art angenommen wurde, unmittelbar nachdem eine andere verweigert worden war. Die auf solche Befunde aufgebaute Ordnung erwies sich als fest. Dafür, ob ein bestimmtes Insekt angenommen wird oder nicht, ist der Hungerzustand bzw. der Sättigungs- zustand maßgebend zusammen mit der Stellung des betr. Insekts in der Geschmacksskala. Jedes Insekt kann, je nach dem Hungerzustand, gierig verzehrt oder mit Ekel abgewiesen werden. Aber gewisse Formen werden nur genommen bei großem Hunger, gewisse nur verschnäht bei absoluter Sättigung; und dazwischen gibt es alle Zwischenstufen, bei denen der Vogel für ein Insekt gerade »hungrig genug« ist. Ist dies für ein bestimmtes Insekt gerade der Fall, so wird, nachdem es verzehrt ist, nichts genommen, was tiefer in der Skala steht, wohl aber alles, was höher steht. In dem Bereiches dessen, wofür der Vogel hungrig genug ist, wird aber kein großer Unterschied gemacht: Werden dem Vogel aus diesem Bereich zwei Insekten, die in der Skala verschieden hoch stehen, gleichzeitig zur Wahl angeboten, so nimmt er nicht etwa immer die Form von höherer Wertigkeit zuerst, sondern es können ganz andere Umstände maßgebend sein, vor allem die Größe: Das größere Tier wird zuerst genommen. Darum waren SWYNERTONS Wahlversuche mißlungen. Und der ungeahnt große Einfluß des Sättigungszustandes auf das Verhalten der Vögel, und zwar nicht nur auf Annahme und Ver-

weigerung, sondern auch auf das Benehmen dabei, läßt die Unsicherheit in der Interpretation aller bisherigen Verfütterungsversuche nun verständlich erscheinen. Versuche an Vögeln, die darauf hinzielen, die Insekten in genießbare und ungenießbare einzuteilen, sind von vornherein zum Mißerfolg verurteilt. Es gibt nur eine »relative Genießbarkeit«, die einzig durch die Methode SWYNNERTONS ermittelt werden kann. Die Entscheidung über die Genießbarkeit eines Insekts kann nur in der Feststellung seines Genießbarkeitsgrades durch Eingliederung in die Genießbarkeitsskala mittels verschiedener Testversuche bestehen. Einzelversuche ohne genaue Kenntnis des Sättigungszustandes sind wertlos. Der Sättigungszustand aber kann jeweils nur durch Testversuche ermittelt werden, nachdem die Genießbarkeitsskala bereits erarbeitet ist. Auch für die Bewertung von Freilandbeobachtungen sind SWYNNERTONS Erkenntnisse entscheidend: Selbst wiederholte Beobachtung der Annahme eines bestimmten Insekts durch einen bestimmten Vogel beweist nicht, daß dieses Insekt gegenüber diesem Vogel keinen relativen Schutz genießt; sie besagt nur, daß in den beobachteten Fällen der Vogel gerade für dieses Insekt hungrig genug war. Das gleiche gilt für die Bewertung der Feststellungen aus Magenanalysen.

SWYNNERTONS Ergebnisse zeigen aufs Eindrucksvollste, daß der durch Ungenießbarkeit gewährte Schutz auch der einzelnen Vogelart gegenüber immer ein relativer, ein beschränkter ist. Sie geben aber auch eine konkrete Vorstellung davon, worin diese Beschränkung besteht: Jede Form ist nur gegen solche Vögel geschützt, die im Augenblick »nicht hungrig genug« für sie sind. Von dieser Art Schutz gibt es alle Grade. Wie beträchtlich der relative Schutz für gewisse Formen ist, zeigen solche Fälle, wo auf die Ablehnung eines »low-grade«-Schmetterlings noch große Mahlzeiten folgten. Zum Beispiel wurden in einem Falle nach Ablehnung der Danaide *Mylothris* noch 40 Schmetterlinge, darunter 14 große Charaxes, gefressen.

SWYNNERTON hat ausgedehnte Versuche mit den verschiedensten Versuchstieren ausgeführt. Publiziert sind leider nur die besonders gründlichen Versuche mit europäischen Blaurakten (*Coracias garrulus*), die in ihren afrikanischen Winterquartieren gefangen worden waren. Für zwei Individuen wurden die Genießbarkeitslisten in unermüdlichen Versuchen ausgearbeitet. Sie stimmen weitgehend überein. Das Resultat ist für die Mimikrytheorie außerordentlich günstig: Die altberühmten Mimikry-

modelle stehen ganz unten in der Skala, zu allerunterst die so viel nachgeahmte *Danais chrysippus* und die *Amauris*-Arten, dann folgen die *Acraeen*, dann die Pieriden *Mylothris*, *Belenois* und *Terias*. Ziemlich hoch stehen die *Papilio* (in Afrika fehlen die Aristolochienfresser unter den Papilioniden), am höchsten die Mehrzahl der Nymphaliden und unter ihnen an der Spitze die schnellfliegenden *Charaxes*. Nach SWYNNERTONS Angabe gilt die gleiche Reihenfolge mit geringen Abweichungen für die übrigen von ihm geprüften Vögel.

In den Versuchen konnte kein Zweifel über die Bedeutung des Aussehens für die Erkennung der Insekten bestehen: Annahme und Ablehnung erfolgten, nach den anfänglichen Kostproben, gewöhnlich auf den bloßen Anblick hin. Noch mögliche Bedenken gegen den Schluß auf die schützende Wirkung der aposematischen Färbung im Freileben mögen hier übergangen und der Hauptwert auf den Befund gelegt werden, daß die bisher als aposematisch aufgefaßten Formen sich als relativ ungenießbar erwiesen haben.

Die Arbeit SWYNNERTONS ist in Deutschland kaum bekannt. Auch ich wurde erst vor wenigen Jahren darauf aufmerksam. Abgesehen von ihrem fundamental wichtigen Resultat enthält sie eine Fülle wertvoller Beobachtungen und Gedanken, insbesondere eine prinzipielle Diskussion der Fehlerquellen derartiger Experimente.

Auf einem ganz anderen Wege ist es F. MORTON JONES gelungen, Insekten nach dem Grade ihrer Genießbarkeit zu ordnen und dabei die relativ hohe Ungenießbarkeit auffällig gefärbter Formen nachzuweisen¹⁰. Er prüfte freilebende Vögel, denen er auf einem am Waldrande aufgestellten Futterbrett ganze Tableaus von verschieden zusammengestellten frisch getöteten Insekten anbot. Im ganzen wurden über hundert Experimente mit etwa 5000 Insekten ausgeführt, Angehörigen von 200 Species verschiedener Ordnungen. Das Brett wurde eifrig von 11 verschiedenen Vogelarten besucht; darunter waren Finkenartige, Häher, Stare und Drosseln. Es wurde nun nicht nur am Schlusse des Versuchs nachgesehen, was von den Insekten übrig geblieben war, sondern auch während der Zeit der Ausstellung in regelmäßigen Abständen notiert, was noch vorhanden war. Nach der Reihen-

¹⁰ JONES, F. MORTON, Insect coloration and the relative acceptability of Insects to Birds. Trans. Soc. Lond. **80** (1932) 345–385. Die Versuche wurden in Nordamerika ausgeführt.

folge des Verschwindens vom Brett wurden nun die Arten klassifiziert; und durch ein sinnreiches Berechnungsverfahren konnte jede Art mit einer Zahl versehen werden, die ihre »relative acceptability« bezeichnet, wie sie sich aus den Versuchen ergab,— wobei 100 den höchsten, 0 den niedrigsten Grad bedeutet. Die ersten waren die, die stets während des ersten Expositionsabschnittes



Abb. 2. Das Futterbrett am Waldrande. (Nach F. M. JONES.)

verschwanden, die letzteren die stets vollkommen Verschmähten, die am Schluß des Versuches vollzählig vorhanden waren. Unter den am konstantesten Verschmähten waren die Formen, die bereits oben als besonders selten in Vogelmägen gefunden angeführt wurden: *Calopteron reticulatum* (Index 7,3), *Tetraopes tetraophthalmus* (Index 3,1), *Lygaeus kalmii* (Index 0,0).

Macht man nun drei Gruppen: Gruppe I mit Genießbarkeitsindex 60–100, Gruppe II mit 25–60 und Gruppe III mit 0–25, so zeigt sich, daß die verhältnismäßig kleine Gruppe III fast ganz aus auffällig gefärbten Formen besteht, solchen, die entweder mit Gelb, Orange oder Rot gezeichnet sind oder glänzende Metallfarbe aufweisen. In Gruppe II finden sich noch einige solche, in der sehr umfangreichen Gruppe I überhaupt keine mehr. Damit ist der Zusammenhang zwischen auffälliger Färbung und rela-

tiver Unbeliebtheit bei den Vögeln erwiesen. M. JONES diskutiert sehr vorsichtig, was das bedeuten kann. Daß die betr. Formen für die Vögel übelgeschmeckend sind, geht aus den Ver-

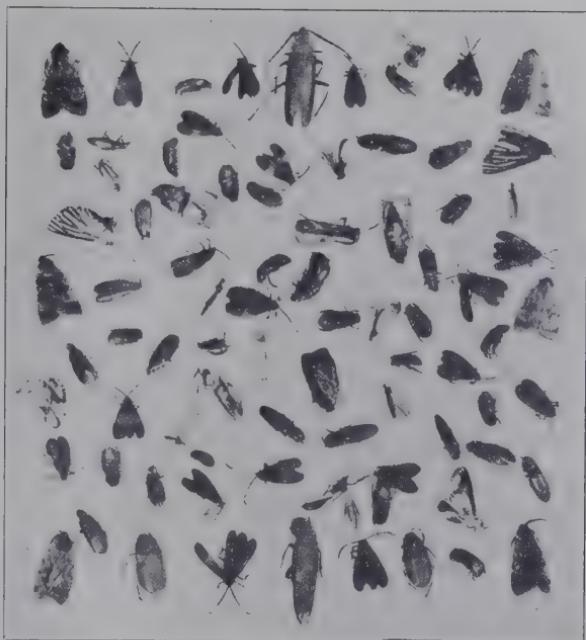


Abb. 3 a.



Abb. 3 b.

Abb. 3. Versuch mit 83 Insekten aus 4 Ordnungen und 20 Arten.

a) Anordnung bei Beginn des Versuches.

b) Die am Schluß des Versuches noch vorhandenen 22 Insekten. 16 davon sind *Calopteron reticulatum* (Lycidae), 80 % der am Anfang vorhandenen Exemplare dieser Art. (Nach F. M. JONES.)

suchen selbst natürlich nicht hervor. Nur ganz selten wurde einmal ein Insekt probiert. Die Entscheidung geschah sonst durchweg nur aufs Sehen hin. Die Insekten der Versuche waren aber

solche, die in der Gegend häufig sind, und dürften den Vögeln aus Erfahrung dem Geschmacke nach bekannt gewesen sein. So ist die Deutung im Sinne der Warnfärbungstheorie wohl berechtigt; denn eine Abneigung der Vögel gegen die Farben selbst ist kaum wahrscheinlich: Kryptische Schmetterlinge mit bunten Hinterflügeln und mit bunten, in der Ruhestellung verdeckten, Augenflecken auf den Hinterflügeln (u. a. *Automeris io*), die bei

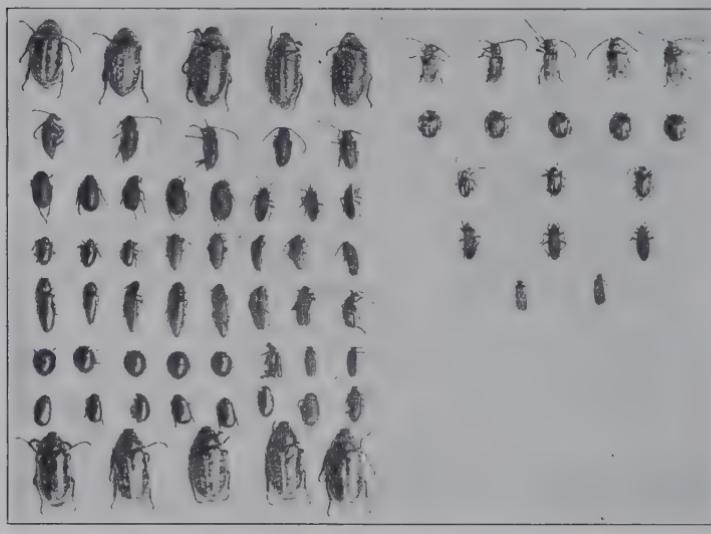


Abb. 4. Versuch mit 55 Insekten in 14 Arten. a) Die Versuchstiere nach Arten angeordnet. b) Am Schluß des Versuches sind 5 Arten vollzählig übrig: *Tetraopes tetraophthalmus* (Cerambycidae), *Epilachna borealis* (Coccinellidae), *Chrysochus auratus* (Chrysomelidae), *Lygaeus kalmii* (Lygaeidae), *Epicauta marginata* (Meloïdæ). (Nach F. M. JONES.)

den Experimenten absichtlich offen sichtbar gemacht waren, erhielten höchste Annehmbarkeitsziffern. Zudem sind Rot und Orange die Farben der von den gleichen Vögeln gern genommenen Früchte.

Hier ist also wiederum mit einer anderen Methode gefunden worden, daß die auffällig gefärbten Insekten die relativ ungenießbarsten sind. Diesmal ist diese Einsicht das Ergebnis der durchschnittlichen Futterwahltätigkeit einer ganzen Population wild lebender Vogelarten und vermutlich auch des durchschnittlichen Einflusses verschiedener Sättigungszustände.

Die Arbeiten von CARPENTER, SWYNNERTON und JONES ergänzen einander gerade dadurch aufs glücklichste, daß sie das gleiche Resultat — Korrelation von auffallender Färbung und

relativer Ungenießbarkeit — auf verschiedenen Wegen ergaben. Jede der Methoden für sich ist gewissen Einwänden ausgesetzt, enthält gewisse Einschränkungen und Fehlerquellen, aber jede ihre besonderen, die von den anderen Methoden vermieden werden. Und es ist sehr unwahrscheinlich, daß die verschiedenen Fehlerquellen sich in gleicher Richtung auswirken würden. So haben diese verschiedenen Untersuchungen zusammen eine ganz erhebliche Überzeugungskraft. Mit solchen Methoden wird es gelingen, zunächst einmal gegen jeden Einwand sicher zu stellen, daß es Tiere gibt, die durch bestimmte Eigenschaften einen Schutz gegen Feinde genießen, und daß es in der Regel solche relativ ungenießbaren Tiere sind, die auffallende Färbung besitzen, — und welche im einzelnen dies sind. Es müßten dann, was nicht schwer halten wird, noch experimentelle Methoden gefunden werden, mit denen exakt die an sich sehr wahrscheinliche Annahme erhärtet werden könnte, daß solche durch »Ungenießbarkeit« geschützten Tiere von ihren Feinden leichter erkannt und sicherer verschont, von den lernenden Jungtieren schneller kennengelernt und darum in geringerer Zahl verbraucht werden, wenn sie ein charakteristisches, auffallendes Kleid tragen, als wenn sie unscheinbar und düster gefärbt sind. Dann wäre der Beweis für die Warnfärbung, soweit es sich um die Frage der Nützlichkeit handelt, geschlossen.

Indem die genannten Arbeiten die Existenz immuner, d. h. infolge relativ besonders hoher Ungenießbarkeit nur selten angegriffener Formen feststellen, bestätigen sie auch die Hauptvoraussetzung für die Möglichkeit der

Mimikry.

Darüber hinaus aber wird durch sie für eine ganze Anzahl der hypothetischen Mimikrymodelle, auf deren Immunität man nur deswegen geschlossen hatte, weil sie nachgeahmt werden, nun positiv festgestellt, daß sie zu den allerungenießbarsten Formen gehören, u. a. Lyciden (CARPENTER und JONES), *Danais*, *Amauris*, *Acraea*, *Mylothris* usw. (SWYNNERTON).

Zum tatsächlichen Nachweis der Wirksamkeit einer mimetischen Ähnlichkeit muß gezeigt werden, daß 1. der Nachahmer an sich genießbar ist und 2. daß er wegen seiner Ähnlichkeit mit dem immunen Modell abgelehnt wird¹¹. So

¹¹ Man pflegt zu sagen, daß der Nachahmer mit dem Modell »verwechselt« wird. Genau genommen ist das zu viel verlangt. Eine eigentliche Verwechslung mag in einem Teil der Fälle stattfinden; der Tatbestand dürfte nicht leicht festzustellen sein. Sie ist aber nicht erforderlich; denn ein mimetischer Nutzen ist

lange also nur gezeigt wird, daß ein als Nachahmer beurteiltes Tier verschont wird, so bleibt es eine wenn auch wahrscheinliche Hypothese, daß seine Ähnlichkeit mit dem Modell die Ursache davon ist, auch wenn die Immunität des Modells feststeht.

Unvollständige Mimikrybeweise dieser Art finden sich bei CARPENTER: Einer seiner Affen zeigte ausgesprochene Scheu vor bienenähnlichen *Eristalis* und scoliidenähnlichen Asiliden. In dem Material von F. M. JONES findet sich folgender Fall: Mit anderen Insekten wurden in einem Versuch Wespen und die wespenähnliche Aegeriide *Synanthedon sigmoidea* angeboten. Von 14 *Vespa* und *Polistes* wurden 4 gefressen, von 19 *Synanthedon* 2, von den übrigen 129 Insekten 92%.

Bei SWYNNERTON finden sich vollständigere Beweise: Die hohe Genießbarkeit der Mimeten ergab sich, wenn sie ohne Flügel verfüttert wurden. Der Anblick der Flügel versetzte das Tier in eine viel tiefere Rangstufe, und noch niedriger wurde es vom Vogel bewertet, wenn es unmittelbar nach dem Modell gereicht wurde. Besonders wertvoll ist die mehrfach gemachte Beobachtung, daß ein mimetischer Schmetterling abgelehnt wurde, wenn seine mimetische Oberseite gezeigt wurde, dagegen sofort danach angenommen, wenn er so gehalten wurde, daß der Vogel nur seine nichtmimetische Unterseite sehen konnte.

Seit kurzem verfügen wir über eine allen methodischen Anforderungen gerecht werdende Untersuchung, in welcher der vollständige Beweis für die Wirksamkeit einer mimetischen Ähnlichkeit geführt wird. Es handelt sich um die von HEIKERTINGER längst als endgültig widerlegt betrachtete Wespenmimikry, »Sphekoidie«. G. MOSTLER¹² hat, auf Veranlassung von L. BRÜEL, die Wespenmimikry von Fliegen aus der Familie der Syrphidae experimentell geprüft auf ihre Wirksamkeit gegen Vögel. Die Klarheit seiner Resultate ist sicher mit durch die Versuchsanordnung bedingt: Er hielt die Insekten den Vögeln nicht mit der Pinzette vor, sondern ließ sie zusammen mit den Vögeln in größeren Räumen fliegen (Zimmervoliere, mit Buschwerk ausgestattetes Zimmer). Versuche wurden gemacht mit 48 einheimischen Insektenfressern in 19 verschiedenen Arten.

— auch dann gegeben, wenn lediglich die Ähnlichkeit mit dem unangenehmen Modell den Feind so mißtrauisch macht oder einfach seinen Appetit so herabsetzt, daß er den Nachahmer unbekämpft läßt. Wir kennen aus eigener Erfahrung solche Fälle, wo wir auf den Genuß an sich guter Dinge wegen irgendwelcher Assoziationen verzichten, ohne daß von Verwechslung die Rede sein könnten.

¹² MOSTLER, G., Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 29 (1935) 381–454.

An Insekten wurden angeboten: Die Honigbiene (*Apis mellifica*) und die bienenähnlichen *Eristalis tenax* und *Eristalis arbustorum*; *Vespa vulgaris* und *germanica* und die wespenähnlichen Syrphiden *Seracomya borealis*, *Chrysothorax festivum*, *Helophilus trivittatus*; mehrere Hummelarten und hummelähnliche *Volucella*-Arten.

Zuerst wurden Hymenopteren allein angeboten, um zu prüfen, wie weit die Modelle geschützt sind. Es zeigte sich, daß nur der rotrückige Würger Wespen, Bienen und Hummeln gern nimmt, der graue Fliegenschnäpper Wespen und Bienen. Dagegen verhielten sich sehr ablehnend: Rotkehlchen, Gartenrotschwanz, Wiesenschmätzer, Nachtigall, Nonnenmeise, Heckenbraunelle, Mönchsgrasmücke, Dorngrasmücke. Von 600 Wespen wurden 85% spontan abgelehnt, die übrigen ergriffen, aber nur ganz selten verzehrt. Von 480 Honigbienen wurden 70% abgelehnt und von 646 Hummeln 98%. Dies gilt für alt gefangene Vögel, die bereits Erfahrung haben. Jungtiere greifen zuerst die Hymenopteren an, kommen aber nach wenigen Erfahrungen zur gleichen Ablehnung.

Man hat bisher immer angenommen, daß der Giftstachel der abschreckende Faktor sei. MOSTLER macht es wahrscheinlich, daß eine andere Eigenschaft daneben eine große Rolle spielt, nämlich Unschmackhaftigkeit des Abdomeninhaltes. Mehlwürmer, die mit Abdomenbrei (ohne Stachel und Giftdrüse) von Wespen oder Bienen bestrichen waren, wurden abgelehnt. (Kontrollversuche mit Mehlwürmern, die mit Abdomenbrei von Fliegen, u. a. der mimetischen Syrphiden, beschmiert waren, ergaben Annahme.) Hummeln dagegen, deren Abdomen schmackhaft ist, werden wahrscheinlich von diesen kleinen Vögeln wegen der Härte des Panzers unbehelligt gelassen.

Die Nachahmer sind durchweg schmackhaft. Eingeweidebrei wird angenommen. Jungvögel, die noch keine Hymenopteren kennen, nehmen die mimetischen Fliegen zu 100% an, alt gefangene Vögel nur zu etwa 85%, wahrscheinlich eine Nachwirkung früherer Erfahrungen mit Hymenopteren. Sehr deutlich war die Einwirkung frischer Erfahrung mit den Modellen auf das Verhalten gegen die Nachahmer: Die wespenähnlichen *Chrysothorax festivum* und *Seracomya borealis*, 50 Min. nach Wespen angeboten, wurden, statt wie vorher zu 75%, nur noch zu 18% gefressen; die *Eristalis*-Arten, 50 Min. nach Wespen geboten, statt zu 86% noch zu 72%, nach ihrem speziellen Modell, der Honigbiene, noch zu 61%. Mit der Zeit wird die Nachwirkung der Modelle geringer, bleibt aber noch monatelang wirksam. (Die für die Wirksamkeit der Mimikry

im Freileben sehr bedeutungsvolle Dauer der Erinnerung an gemachte Erfahrungen wurde eigens untersucht.)

Daß der Schutz, den hier die Fliegen genießen, ein echt mimetischer ist, geht aus diesen Versuchen einwandfrei hervor: Das an sich schmackhafte Tier wird verschmäht auf Grund von Erfahrungen mit einem unschmackhaften, dem es gleicht und mit dem es verwechselt¹³ wird. Auch der umgekehrte Versuch zeigt den entsprechenden Einfluß der Ähnlichkeit. Werden die Dipteren den Vögeln in größerer Zahl vor den Modellen geboten, so werden nun die Hymenopteren in gewissem Grade mit den als schmackhaft frisch erinnerlichen Dipteren »verwechselt« und in etwas höherem Prozentsatz angegriffen als sonst.

Endlich muß hier noch ein kürzlich unternommener Versuch erwähnt werden, die schützende Wirkung mimetischer Ähnlichkeit im Modellversuch zu prüfen und dadurch die Untersuchung von allen unkontrollierbaren Faktoren unabhängig zu machen. H. MÜHLMANN¹⁴ hat einen einfachen Mimikryfall künstlich aufgebaut; lediglich die reagierenden Feinde, insektenfressende Vögel, sind unverändert der Natur entnommen. Als Modell dienen rot angestrichene Mehlwürmer, die durch Zusatz von Brechweinstein zur Farbe für die Vögel gänzlich ungenießbar gemacht waren. Auf sie wurden die Vögel dressiert, bis sie keine roten Mehlwürmer mehr nahmen, auch wenn der Brechweinstein fortgelassen wurde. Dann wurden ihnen die »Nachahmer« vorgesetzt. Das waren ebenfalls rot angestrichene »unvergällte« Mehlwürmer, bei denen aber eine wechselnde Zahl von Segmenten, entweder am einen Ende oder an beiden Enden oder in der Mitte, ungefärbt gelassen waren. Es zeigte sich, daß ein Teil der Nachahmer, und zwar natürlich die mit den geringsten Abweichungen vom Modell, d. h. mit den kleinsten farblosen Flecken, tatsächlich geschützt war. Entsprechendes ergab ein zweiter Versuch, in dem das Modell nur zwei rot gefärbte Segmente hatte, Mitte und Enden ungefärbt, die Nachahmer ebenfalls zwei rot gefärbte Segmente; aber entweder war deren Abstand voneinander gegenüber dem Modell geändert oder sie waren, bei eingehaltenem Abstande, auf dem Mehlwurmkörper nach vorne oder hinten verschoben.

Von einer gewissen prinzipiellen Bedeutung ist hier der gegen alle Einwände gesicherte Nachweis, daß überhaupt insekten-

¹³ Zu »Verwechslung« s. Fußnote S. 283.

¹⁴ MÜHLMANN, H., Im Modellversuch künstlich erzeugte Mimikry und ihre Bedeutung für den »Nachahmer«. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 28 (1934) 259–296.

fressenden Vögeln gegenüber ein Mimikrymechanismus wirksam sein kann, daß auch eine nicht bis zu visueller Identität getriebene Ähnlichkeit schützen kann. Viel weiter geht die direkte Verwertbarkeit für die Mimikryfragen nicht. Insbesondere ist, wie der Verf. selbst sagt, das Ergebnis bezüglich des für eine Schutzwirkung erforderlichen hohen Grades der Ähnlichkeit auf das Freileben nicht übertragbar wegen der unnatürlichen Bedingungen, unter denen das Futter den Vögeln sich darbot, und wegen der allzu großen formalen Einfachheit des Falles. Am interessantesten und für die Mimikryprobleme indirekt wichtig sind die Beobachtungen über das Verhalten der Vögel und die Unterschiede im Verhalten bei den verschiedenen Arten. Die Methode ist aber ausbaufähig und bietet besonders für die Frage, welches in natürlichen Mimikryfällen die wesentlich wirksamen visuellen Faktoren sind, Möglichkeiten experimenteller Nachprüfung dessen, was sich aus der vergleichend-formalen Analyse der Mimikryfälle selbst ergibt. In dieser Hinsicht ist schon eine Beobachtung MÜHLMANNS interessant: Bei der zweiten Versuchsreihe hing für einige von den Vögeln die »Verwechslung« in hohem Grade davon ab, daß der Abstand der beiden roten Segmente voneinander erhalten war, während die Verschiebung nach vorne oder hinten weniger ausmachte. —

Wie bei den Magenanalysen sind auch auf experimentellem Gebiete die Ergebnisse, die bisher über die

kryptische Anpassung

bezüglich ihrer Wirksamkeit gewonnen worden sind, die bescheidensten. Das hat z. T. wieder seinen Grund in dem Überwiegen des Interesses für die Mimikry. Vor allem aber begegnen gerade diese Untersuchungen ganz besonderen Schwierigkeiten. Es genügt hier nicht, das zu prüfende Insekt dem Vogel einfach anzubieten, vielmehr muß das in derjenigen Situation geschehen, in der die kryptische Anpassung zur Geltung kommen kann. Das ist in der Gefangenschaft meist schwer zu erreichen, da es sich meistens um Stellungen u. dgl. handelt, die das betr. Insekt aktiv einnehmen muß. Auch macht es sich hier besonders störend bemerkbar, daß der Vogel nur auf beschränktem Raum zu suchen braucht, und daß er, bei häufiger Wiederholung der Versuche, spezielle Erfahrungen bilden kann, wozu er in der Natur, wo er nur selten dem gleichen Insekt begegnet, keine Gelegenheit hat.

Die meisten ausgeführten Versuche sind äußerst primitiv und prüfen den einfachsten Fall, nämlich die Wirkung sympathischer Färbung, — häufig im Freilandversuch. Eine größere Anzahl von Individuen einer Art wird z. T. auf dem in der Farbe passenden, z. T. auf nichtpassendem Untergrunde der Einwirkung freilebender Vögel ausgesetzt, und nach einiger Zeit wird ausgezählt, ob für die beiden Gruppen ein Unterschied in der Zahl der Übriggebliebenen besteht. So hat HELLER¹⁵ grüne Aphiden und Raupen auf grünem und weißem Grunde, grüne und braune Acridier auf grünem und braunem Grunde der Einwirkung von Hühnern und Sperlingen ausgesetzt. Insgesamt waren 1078 Exemplare auf passendem, ebenso viele auf nicht passendem Grunde. Das Gesamtergebnis war folgendes:

	Gesamt- zahl	gefressen	gefressen %	nicht gefressen
Auf passendem Untergrund . . .	1078	477	44,2	601
Auf nicht passendem Untergrund.	1078	1027	95,2	51

BELJAJEFF¹⁶ hat 60 *Mantis religiosa*, je 20 von der braunen, der gelben und der grünen Varietät, auf einer braunen Grasfläche von 15×8 m einzeln mit 40 cm Schnur an Pflöckchen angebunden. Sie wurden u. a. von einem freilebenden Steinschmätzerpaar (*Saxicola oenanthe*) dezimiert. Nach 14 Tagen waren 27 Exemplare gefressen, davon 11 grüne, 12 gelbe und nur 4 braune.

SUMNER¹⁷ verwendete Fische (eine *Gambusia*-Art), die sich durch Farbwechsel an den Untergrund anpassen. Ein Teil der Tiere wurde durch Aufenthalt in einem dunklen Behälter dunkel gemacht, ein Teil durch Aufenthalt in hellem Behälter hell. Dann wurden die hellen und die dunklen gemischt, zusammen mit zwei Pinguinen, in einen hellgrau oder einen schwarz ausgemalten Tank gebracht und gezählt, wie viele von der hellen und der dunklen Sorte nach einer bestimmten Zeit noch übrig waren. In den Versuchen mit hellgrauem Tank wurden von gleich vielen hellen und dunklen Fischen, zusammen 576 Exemplaren, 61% der dunklen und nur 38% der hellen Fische gefressen, im schwarzen Tank bei 470 Exemplaren 27% der dunklen, 73% der hellen.

Erwähnenswerte Versuche mit den komplizierteren Anpassungen, z. B. den rindenähnlichen Insekten, zweigähnlichen

¹⁵ HELLER, M., Zur Kenntnis der Schutzfärbung bei Insekten. Zool. Anz. **78** (1928) 13—21.

¹⁶ BELJAEFF, M. M., Ein Experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung. Biol. Zbl. **47** (1927) 107—113. — ¹⁷ SUMNER, F. B., Does «protective coloration» protect? — Results of some experiments with fishes and birds. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **20** (1934) 559 bis 564.

Raupen u. dgl., liegen bis jetzt nicht vor. Wohl aber hat Herr Dr. F. STEINIGER in Greifswald mehrere derartige Untersuchungen im Gange. Nach brieflicher Mitteilung, wofür ich auch hier Herrn Dr. STEINIGER meinen Dank aussprechen möchte, haben Versuche mit der flechtenähnlichen Spinne *Philodromus laevipes*, die an Kiefernstämmen lebt, ganz eindeutig das Vorliegen eines ökologischen Nutzens der visuellen Anpassung ergeben. »Es kommt im Versuch oft vor, daß die Vögel (nicht Meisen) auf den Flechtenspinnen, die auf Kiefernblechen sitzen, herumtreten, ohne sie zu bemerken. Bewegen sich die Spinnen oder sitzen sie auf anderer Unterlage, so werden sie in der Regel sofort entdeckt. . . . In genügend zahlreichen Versuchen zeigte sich ferner eine ökologische Bedeutung der Zweigähnlichkeit der Spannerraupe *Biston hirtaria*, ferner auch bei der Spannerraupe *Hygrochroa syringaria*, welche sich bei Beunruhigung an einem selbstgesponnenen Faden einige Zentimeter herabfallen läßt und nun einem in einem Spinnennetz hängengebliebenen Flechtenstückchen oder ähnlichem täuschend ähnlich sieht.«

Herr STEINIGER hebt mit Recht als besonders bemerkenswert das Ergebnis hervor, »daß sich im Versuch die einzelnen Vogelarten ganz verschieden verhalten. Z. B. ein grauer Fliegenschnäpper findet Formen mit irgendwelcher Pflanzenmimese, ja nahezu bewegungslose Insekten überhaupt, nur in Ausnahmefällen, er achtet nur auf Bewegung (ist deshalb schwer an Mischfutter zu gewöhnen!). Ein Rotkehlchen entdeckt auch Bewegungsloses gut, sucht seine Beute in der Hauptsache ebenfalls mit den Augen und wird, wie die Versuche ergeben, durch Pflanzen- und Rindenmimese in einem Teil der Fälle getäuscht. Anders eine Blaumeise. Diese sucht ihre Beute nicht nur mit den Augen, sondern probiert beim Klettern jeden in Frage kommenden Gegenstand mit dem Schnabel, stochert in alle Vertiefungen hinein und holt dort verborgene Insekten hervor, pickt die Gallen auf oder schält stellenweise die Rinde von den Zweigen. Daher ist es selbstverständlich, daß die meisten kryptischen Erscheinungen ihr gegenüber ganz¹⁸ bedeutungslos sind, wie in den Versuchen auch sehr stark hervor-

¹⁸ Wenigstens im Käfigversuch, wo die Meise nichts ununtersucht lassen wird. Im Freileben wird ebenfalls der Meise gegenüber da, wo sie auf ihre Methode sucht, visuelles Sichverstecken nichts helfen; wohl aber kann dicht neben dem Zweig, den die Meise untersucht, in ihrem Blickfeld auf einem anderen Zweig ein visuell angepaßtes Insekt, z. B. ein überwinterndes *Apatura*-Räupchen sitzen, das die Meise nicht zu entdecken vermag, und das ihr dadurch dauernd entgeht, wenn sie aus irgendeinem Grunde diesen Zweig ununtersucht läßt. (SÜFFERT).

tritt. Noch versteckter als ein unter der Rinde sitzendes Insekt kann ein noch so rindenähnliches auch nicht sein. Nur die am Faden hängenden Raupen von *H. syringaria* genossen in meinen Versuchen den Meisen gegenüber einen gewissen Schutz. Es ist also völlig unzulänglich, im Hinblick auf das Schutzanpassungsproblem von den »Insektenfressern« als von einer einheitlichen Kategorie zu sprechen.«

Man wird sich also hier besonders vor Verallgemeinerungen hüten müssen und wird sich die Mühe nicht verdrießen lassen dürfen, jede auf die Wirksamkeit ihrer visuellen Anpassung zu prüfende Form mit ihren verschiedenen Feinden der Reihe nach zusammenzubringen, um ein Urteil darüber zu gewinnen, gegen welche und gegen wie viele von ihnen sie geschützt ist.

Besonders günstige Bedingungen für das Experiment bieten diejenigen Fälle kryptischer Anpassung, die insofern Übergänge zur Mimikry darstellen, als bei ihnen nicht die Einfügung in ein Hintergrundbild vorliegt, vielmehr eine Maskierung der tierischen Gestalt in das Bild eines gleichgültigen Objektes, Pflanzenteiles o. dgl. Denn in diesem Falle gibt auch das isolierte Tier Anlaß zur Täuschung, und die oben erwähnte, schwer zu erfüllende Bedingung des aktiven Aufsuchens ganz bestimmter Umgebung durch das Tier fällt weg. Wenn nun noch bei der Auslöschung der tierischen Gestalt die Einnahme einer bestimmten »Schutzstellung« (STEINIGER) entscheidend mitwirkt, so kann man direkt vergleichen, wie die Feinde auf das Tier bei »eingeschalteter« und bei »ausgeschalteter« visueller Anpassung reagieren, je nachdem ob die Schutzstellung eingenommen ist oder nicht. PLATE hat in Ceylon Stabheuschrecken mit Eidechsen zusammengebracht und beobachtet, wie die Phasmiden den Eidechsen vollkommen unsichtbar waren, solange sie sich in Schutzstellung bewegungslos verhielten, dagegen sofort von ihnen entdeckt und angegriffen wurden, sowie sie sich bewegten. STEINIGER¹⁹ hat Versuche mit einem Rotkehlchen und den Spinnen *Tetragnatha solandrii* und *Tibellus oblongatus* gemacht, die eine ausgesprochene Schutzstellung mit z. T. vor-, z. T. zurückgestreckten Beinen besitzen, durch die sie stabähnlich werden. Auch auf engem Raum wurden die Spinnen von dem Rotkehlchen, — das, wie wir oben hörten, auch Bewegungsloses gut zu entdecken vermag —, nur schwer, z. T. überhaupt nicht

¹⁹ STEINIGER, F., Schutzstellung und akinetische Erscheinungen bei einigen Spinnen. Ein Beitrag zur Kenntnis visueller Anpassungerscheinungen. Z. wiss. Zool. 145 (1934) 541–575.

gefunden, solange sie die Schutzstellung beibehielten, auch wenn sie nicht an Zweigen, sondern offen an der Glaswand saßen; dagegen wurden sie leicht entdeckt, wenn sie nicht in Schutzstellung saßen oder sich gar bewegten (l. c. S. 564–566). Die Schutzstellung wird auf Reiz hin, also u. a. bei Annäherung eines Feindes eingenommen (von STEINIGER direkt beobachtet).

Derartige Beobachtungen von Schutzwirkungen sind natürlich besonders beweisend, wenn sie im engen Gewahrsam gewonnen wurden, wo die Gefahr für die Beutetiere gegenüber dem Freileben ganz beträchtlich erhöht ist.

Die voranstehende Übersicht hat gezeigt, wie ein eifriges Experimentieren auf unserem Gebiete eingesetzt hat, dessen bisheriges Ergebnis recht ermutigend ist. Es hat durchaus den Anschein, als ob die endgültige Antwort auf die »Frage des Nutzens«, entgegen den skeptischen Ansichten, die bis vor kurzem im Vordergrunde standen, für viele der fraglichen Erscheinungen positiv ausfallen werde. Zweifellos ist noch außerordentlich viel Arbeit zu leisten. Und wenn auch mit der Verbesserung der Methoden von der experimentellen Arbeit in nächster Zeit viel zu erwarten ist, so bleibt doch ein schwieriges Stück des Weges übrig: Die Übertragung der experimentell gewonnenen Einsichten auf das Freileben. Und wenn auch die Magenanalysen eine wertvolle Möglichkeit der Kontrolle bieten, so wird doch an dieser Stelle wohl noch lange ein letzter Rest von Hypothese bleiben, wo nur Wahrscheinlichkeitsbeweise möglich sind. Es gilt diese letzten hypothetischen Schritte nach Möglichkeit zu sichern durch vertieftes Studium der ökologischen Verhältnisse, d. h. der Lebensbedingungen und der Lebensgewohnheiten sowohl der »Beutetiere« wie auch der »Feinde«. Und hier wird nun die Freilandbeobachtung, die für eine direkte Feststellung des Nutzens nur wenig zu leisten vermochte, an erster Stelle stehen.

Es muß für jedes Paar Feind-Beute zunächst eine zuverlässige Vorstellung davon gewonnen werden, ob, wie oft und unter welchen Umständen sie einander draußen begegnen. Dazu muß man wissen, in welchen Gegenden, in welchen Biotopen, in welcher speziellerer Umgebung jedes vorkommt und in welcher Häufigkeit. Dann muß man wissen, in welcher Jahreszeit sie leben, was sie zu den verschiedenen Tageszeiten tun, wann sie ruhen, wann ihrer Nahrung nachgehen, welche Orte sie dabei aufsuchen.

Von den Feinden muß man wissen, welche Art Nahrung sie bevorzugen, welcher Sinnesorgane sie sich dabei hauptsächlich bedienen und welche Jagd- und Suchmethoden sie anwenden (s. oben S. 289 STEINIGER über die Suchmethoden der verschiedenen insektenfressenden Vögel; ferner SÜFFERT, l. c., S. 187 Fußnote, S. 261 oben). Ferner wird man experimentell die Reaktionsgrundlagen für ihr Verhalten in den fraglichen Situationen zu erforschen haben, nämlich ihre sinnlichen und psychischen Leistungen wie: Form-, Farben-, Bewegungs-, Gestaltwahrnehmung, Unterscheidungsvermögen auf den in Betracht kommenden Sinnesgebieten, Merkfähigkeit, Erinnerungsdauer, Affektleben. Von solchen Eigenschaften wird es abhängen, ob sie sich warnen, täuschen, verblüffen, erschrecken, ablenken lassen, ob eine für uns bestehende Farbübereinstimmung auch für sie vorhanden ist, ob sie fähig sein werden ein getarntes Tier aus dem Umgebungsbipte gestaltlich herauszulösen usw.

Was die Beutetiere anbetrifft, muß festgestellt werden, ob ihr Verhalten im Freileben derart ist, daß dadurch die Situationen hergestellt werden, in denen die visuellen Anpassungen zur Geltung zu kommen vermögen: Ob z. B. Mimetiker zeitlich und räumlich mit ihren Modellen zusammen vorkommen, womöglich mit ihnen vergesellschaftet, ob kryptische Formen regelmäßig auf dem »passenden« Untergrunde ruhen, ob sie, wie es in manchen Fällen von entscheidender Bedeutung ist, spezielle Teile des Milieus, z. B. der Wohnpflanze, aufsuchen, bestimmte Lagen zur Umgebung und Körperhaltungen einnehmen, ob sie sich beim Herannahen des Feindes »richtig«, d. h. ruhig verhalten und eventuell bestimmte wirksame Stellungen einnehmen usw. Bei alledem wird sorgfältige Beobachtung in der wirklichen oder nachgeahmten natürlichen Umgebung stets den Ausgangspunkt bilden. Aber auch hier wird man versuchen, eine tiefere Einsicht in die Reaktionsmechanismen, auf denen die betreffenden Verhaltensweisen beruhen, durch das sinnesphysiologisch orientierte Experiment zu gewinnen: Man wird z. B. analysieren, welche Reize es sind, die ein Tier veranlassen, eine bestimmte Unterlage aufzusuchen, bestimmte Haltungen einzunehmen usw. Erst auf dieser Stufe der Einsicht ist man gegen Irrtümer gesichert, wird man z. B. gewisse unter unnatürlichen Bedingungen auftretende Fehlleistungen der Tiere richtig in ihrer Bedeutung für die Frage des Nutzens einzuschätzen wissen.

Die soeben angedeuteten ökologischen, sinnesphysiologischen und psychologischen Fragen sind es, die im Mittelpunkt der

Beweisführung standen, solange für den Versuch, die Wirksamkeit der visuellen Anpassung direkt festzustellen, keine gangbaren Wege gefunden waren. Man sah sich darauf angewiesen zu diskutieren, ob für die vermutete nützliche Wirkung der betr. visuellen Eigenschaften überhaupt die Voraussetzungen gegeben seien.

Diese indirekte Beweisführung spielte namentlich in der oben erwähnten ablehnenden Kritik der Theorien visueller Anpassung eine große Rolle: Man suchte der Theorie den Boden zu entziehen, indem man sich bemühte zu zeigen, daß jene Voraussetzungen nicht vorhanden seien. Dabei wurde allerdings oft genug lediglich gezeigt, daß der positive Nachweis der Voraussetzungen nicht zu führen ist, — kein Wunder bei unserer so mangelhaften Kenntnis der betr. Umstände —, und dies für den Beweis genommen, daß die Voraussetzungen selbst nicht vorhanden sind. Man lese HEIKERTINGER, um sich davon zu überzeugen.

Auch in Zukunft werden diese Dinge in der Behandlung der Nützlichkeitsfragen eine wichtige ergänzende Rolle spielen, und vielen von ihnen werden eigens angelegte Untersuchungen zu widmen sein. Aber auch solche Untersuchungen, die auf den direkten Nachweis des Nutzens abzielen, ergeben fast stets als wichtiges Nebenresultat Antworten auf hierhergehörige Fragen, — oder zum mindesten Anregungen für spezielle Fragestellungen und Versuchsanordnungen. Insbesondere über das Verhalten und die Leistungen der Räuber erfahren wir aus solchen Untersuchungen vieles, das sich zum Teil aus den Resultaten ablesen läßt, zum Teil nebenbei beobachtet werden kann. In den Arbeiten von MOSTLER, MÜHLMANN und STEINIGER ist ein besonderes Augenmerk auf diese Fragen gerichtet worden.

Ich möchte hier nur einige wenige von den Schlüssen andeuten, die aus den Ergebnissen der experimentellen und Magen-Untersuchungen ohne weiteres folgen:

1. Vögel und Anuren üben Futterwahl. Bei den Vögeln wenigstens spielt dabei das Aussehen der Beutetiere eine große Rolle.
2. Vögel machen (entgegen dem bisher, besonders wegen ihrer Unempfindlichkeit gegen bitteren Geschmack, Behaupteten) sehr feine Geschmacksunterschiede bei ihrem natürlichen Futter.
3. Vögel haben keine angeborene Kenntnis der Genießbarkeit oder Ungenießbarkeit der verschiedenen Beutetiere, auch keine angeborene Kenntnis der Bedeutung von Warnfärbungen. Jungvögel müssen lernen.

4. Vögel behalten gemachte Erfahrungen längere Zeit im Gedächtnis, bedürfen aber einer gelegentlichen Auffrischung der Assoziationen.

5. Vögel lassen sich durch Ähnlichkeiten in ihren Reaktionen beeinflussen, lassen sich »täuschen«.

Auf der Seite derjenigen Fragen, die sich auf die Beutetiere beziehen, wären manche neu gewonnenen Kenntnisse über ihr »passendes«, »wirksamkeitsgemäßes« Verhalten hier anzuführen. Wir werden uns aber mit diesen Dingen später in anderem Zusammenhange, nämlich bei der Analyse der Anpassungen, noch ausgiebig zu beschäftigen haben.

Es könnte nun scheinen, als ob mit dem experimentellen Nachweis der Wirksamkeit der vermuteten visuellen Anpassungen die Aufgabe wissenschaftlicher Arbeit an diesen Problemen erledigt sei. Das ist nicht der Fall. Was in solchen Experimenten festgestellt wird, ist ein Nutzen, eine Schutzwirkung gewisser visueller Eigentümlichkeiten der betr. Formen für ihre Träger, mehr nicht. Daß diese Eigentümlichkeiten eine Anpassung, eine Einrichtung darstellen, ein Organ, dessen Funktion dieser Nutzen ist — daß die Mimikry eine »Nachahmung« ist, die Warnfärbung ein »Zeichen« usw. —, kann so nicht festgestellt werden. Es kann überhaupt nicht direkt festgestellt werden. Denn ich erinnere daran: Wenn wir sagen, es liege eine Anpassung vor, so meinen wir, daß die betr. Eigentümlichkeiten irgendwie um des Nutzens willen da, geschaffen, phylogenetisch entstanden seien. Diesen Prozeß der Anpassungsentstehung können wir nicht direkt erfassen; — wir können aber versuchen, aus gewissen Besonderheiten der betr. Erscheinungen Schlüsse zu ziehen darauf, daß — und vielleicht auch wie — ein solcher Prozeß abgelaufen sein kann oder muß. Und tatsächlich sind es auch solche Besonderheiten, die uns überhaupt zu allererst veranlassen, die Existenz von Anpassungen zu vermuten, ja mit einem außergewöhnlich hohen Grad von Gewißheit anzunehmen — und das, ohne daß wir in den meisten Fällen über den Nutzen, also die Funktion der vermuteten Einrichtung, das geringste wissen. Wir müssen eben annehmen, daß ein solcher Nutzen existiert, weil wir die Einrichtung dazu sehen; und dann erst fangen wir an zu experimentieren, um die Annahme zu prüfen.

Wenn wir also wissen wollen, welche Gründe es für die Annahme einer Anpassung gibt, so haben wir uns wieder den Erscheinungen zuzuwenden und sie daraufhin erneut und bewußt anzusehen, was an ihnen es denn wohl ist, was uns mit solcher Sicherheit an Anpassung glauben läßt. Mit anderen Worten: Wir haben die in den Erscheinungen liegenden Probleme uns klarzumachen, zu deren Lösung wir die Hypothesen der visuellen Anpassung aufstellen. Ich will dies die Erfassung der problematischen Tatbestände nennen. Ihr und der Erörterung, wie sich die Theorie der visuellen Anpassung aus den Besonderheiten der problematischen Tatbestände ableitet, wird der nächste Abschnitt gewidmet sein.

Diskussion: Geh. Rat HERTWIG, Prof. KÜHN, Prof. JUST, Dr. HENKE, Prof. HARTMANN, Dr. STREBEL.

Bemerkung des Herausgebers.

Seite 285 Zeile 4 von oben und Zeile 6 u. 7 von unten muß es heißen: *Cinzia*=*Sericomyia borealis* statt *Seracomya* und *Chrysotoxum festivum* statt *Chrysothorax*. Die fehlerhaften Namen sind aus MOSTLER (S. 284 Anm. 12) entnommen.

Nur Titel, da Manuskripte nicht eingegangen sind.

33. Herr Prof. MAX HARTMANN (Berlin-Dahlem):

Weitere experimentelle Ergebnisse zur Sexualitätstheorie.

34. Herr Prof. A. PENNERS (Würzburg):

Neue Experimente zur Frage nach der Potenz der ventralen Keimhälfte von *Rana fusca* einen Embryo zu bilden.

35. Herr Dr. A. SPIEGEL (Tübingen):

Die Geburt beim Java-Makaken (Film).

36. Herr Prof. W. VOGT (München):

Rhythmik der Furchung (Film).

37. Vorstand, Mitgliederverzeichnis, Postscheckkonto.

Vorstand bis 31. Dezember 1935.

Vorsitzender: Prof. Dr. P. BUCHNER, Leipzig.

1. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. E. MATTHES, Greifswald
(1935 Geschäftsführender Vorsitzender),

2. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. W. J. SCHMIDT, Gießen,
3. ,,, ,,, Prof. Dr. H. JORDAN, Utrecht.

Schriftführer: Prof. Dr. C. APSTEIN, Berlin.

Verzeichnis der Mitglieder 1935.¹

* = lebenslängliches Mitglied.

Die hinter dem Namen stehenden Zahlen bedeuten das Jahr des Eintritts. (Etwaige Fehler sowie Änderungen von Adressen bittet der Schriftführer dringend, ihm sofort mitzuteilen.)

A. Ehrenmitglieder.

*GROBBEN, Hofrat, Prof. Dr. C. (1890) Wien XVIII, 1, Sternwarte-
straße 49.

*HERTWIG, Geh.-Rat Prof. Dr. R. (1890) München, Tengstr. 17.

*KÖRSCHELT, Geh.-Rat, Prof. Dr. E. (1891) . . . Marburg a. Lahn, Zool. Inst.

B. Ordentliche Mitglieder.

*AHL, Dr. E. (1923) Berlin N 4, Invalidenstr. 43,
Zool. Museum.

*ALVERDES, Prof. Dr. Fr. (1918) Marburg, Lahn, Zool. Inst.

ANDERSEN, Prof. Dr. Karl (1923) Landw. Hochsch. Weihen-
stephan (München).

ANKEL, Dr. W. E., Privatdozent (1924) Gießen, Zool. Inst.

APSTEIN, Prof. Dr. Carl (1897) Berlin N 4, Zool. Institut,
Invalidenstr. 43.

*ARMBRUSTER, Prof. Dr. Ludw., Inst. Bienenk.
(1913) Berlin-Dahlem, Lentze-
Allee 86.

*ARNDT, Prof. Dr. Walter (1921) Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
lidenstraße 43.

¹ Abgeschlossen am 31. Oktober 1935.

*ASSMUTH, Rev. Dr. Joseph, Fordham Univ. (1909)	New York City.
AUERBACH, Prof. Dr. Max, Techn. Hochsch., Dir. Landessamml. Naturk. (1911)	Durlach (Baden), Bergwaldstraße 10.
AUTRUM, Dr. Hansjochem (1931)	Berlin N 4, Invalidenstr. 43, Zool. Inst.
BALSS, Prof. Dr. H., Hauptkonservator der Zool. Samml. (1909)	München 2 M, Neuhauser Straße 51.
*BALTZER, Prof. Dr. F. (1908)	Bern, Zoolog. Inst., Muldenstraße 8.
BAUER, Dr. Hans (1934)	Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Inst. Biol., Boltzmannstraße 2.
BEHNING, Prof. Dr. Arvid (1923)	Leningrad, Zool. Inst. d. Akad. d. Wiss,
VAN BEMMELEN, Prof. Dr. J. F. (1912)	s'Gravenhage, Balistraat 97.
BENICK, Ludwig, Konservator (1921)	Lübeck, Naturhist. Mus.
BERGER, Dr. Kurt (1933)	Leipzig N 22, Weinligstr. 14.
BERNDT, Prof. Dr. Wilh., Abteilungsvorsteher (1906)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstraße 43.
BEUTLER, Fr. Dr. Ruth, Privatdoz. (1923)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
BEYER, Dr. Helmut (1929)	Münster (Westf.), Zool. Inst.
EISCHOFF, Prof. Dr. Hans, Kustos (1921)	Berlin N 4, Zool. Museum, Invalidenstraße 43.
BOCK, Dr. Fritz, Studienrat (1925)	Berlin-Wilmersdorf, Hohenzollerndamm 19 ^{II} .
BODENHEIMER, Prof. Dr. Friedrich Simon (1930)	Jerusalem, Univ.
BÖHM, Prof. Dr. L. K., Inst. allg. Zool. Paras. (1926)	Wien III, Tierärztl. Hochsch.
BÖRNER, Dr. C., Ober-Regierungsrat (1908)	Naumburg a. d. S., Bürgergartenpromenade 4.
BOETTGER, Dr. Caesar R., Privatdoz. (1931)	Berlin N 65, Scharnhorststraße 23.
v. BOETTICHER, Dr. Hans, Dir. Mus. (1928)	Coburg, Hofgarten 6.
*BORGERT, Prof. Dr. A. (1896)	Bonn, Kaufmannstraße 45.
BOUŠEK, Prof. Dr. R. M., Oberrealschule (1920)	Tábor, Vodárenská 856, Tschechoslowakei.
BOZLER, Prof. Dr. Emil, Privatdoz. (1924)	Philadelphia.
BRAMSTEDT, Dr. F. (1934)	Marburg (Lahn), Lahnstr. 4.
v. BRAND, Dr. Frh. Theodor (1925)	Kopenhagen, Zoophysiol Inst., Juliane Maries Vej 32 (Ama- liengade 34 ^{IV}).
*BRANDES, Prof. Dr. G. (1891)	Dresden.
BREIDER, Dr. Hans (1934)	Braunschweig, Zool. Inst., Schloß.

BREITFUSS, Prof. Dr. Leonid (1933)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
BROCK, Dr. Friedrich, Privatdoz. Inst. Umweltforsch. (1930)	Hamburg 36, Tiergartenstr. 1.
BROHMER, Prof. P., Doz. Biol. Pädagog. Ak. (1923)	Kiel, Krusenrotter Weg 67.
*BRÜEL, Prof. Dr. L. (1899)	Halle a. d. S., Zool. Inst., Domplatz 4.
BRUNNMÜLLER, Frl. Dr. Emma (1929)	Wien 18, Herbeckstr. 124.
BUCHNER, Prof. Dr. P. (1911)	Leipzig C 1, Zool. Inst., Talstraße 33.
v. BUDDENBROCK, Prof. Dr. W. (1917)	Kiel, Zool. Inst., Hegewischstraße.
BÜCKMANN, Dr. Adolf, Ass. Biol. Anst. (1923)	Helgoland.
*BUSCH, Dr. Werner, Stadtarzt (1908)	Magdeburg, Werner-Fritze-Straße 8.
*CORI, Prof. Dr. C. J. (1891)	Prag II, 1594, Weinbergg. 3.
DAHL, Frau Maria (1930)	Ober-Weimar, Böcklinstr. 1.
*DAMPF, Dr. A., Regierungsentomologe (1912)	Mexiko D. F., Avenida Insurgentes 171.
DEEGENER, Prof. Dr. P. (1902)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstraße 43.
DENZER, Dr. Hans Werner, Reichsfachschaftsleiter Biol. (1935)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
DIEBSCHLAG, Dr. Emil (1934)	Marburg L., Zool. Inst.
DIETZEL, Frl. Dr. Helene (1934)	Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
DINGLER, Prof. Dr. Max, Forstinst. (1928)	Gießen, Plockstraße 13/3.
*DÖDERLEIN, Geh.-Rat Prof. Dr. L. (1890)	München, Herzogstraße 64 I.
DOHRN, Prof. Dr. Reinhard (1907)	Neapel, Acquario, Stazione Zoologica.
DOTTERWEICH, Dr. Heinz, Privatdoz., Zool. Inst. Techn. Hochsch. (1929)	Dresden-A., Bismarckplatz.
*DRIESCH, Prof. Dr. Hans (1890)	Leipzig, Universität.
DROST, Prof. Dr. Rud. (1923)	Helgoland, Biol. Anst. Vogelwarte.
DÜRKEN, Prof. Dr. B. (1914)	Breslau 16, Inst. Entw.-mech. Vererb., Maxstr. 14.
DUSPIVA, Dr. Franz (1935)	Wien I, 1. Zool. Inst. Univ.
*ECKSTEIN, Geh.-Rat Prof. Dr. K. (1890)	Eberswalde b. Berlin, Forstakademie.
EGGERS, Prof. Dr. Friedr. (1922)	Kiel, Zool. Inst., Hegewischstraße.
EGGEET, Dr. Bruno, Privatdoz. (1931)	Tübingen, Zool. Institut.
EIDMANN, Prof. Dr. H. (1923)	Hann.-Münden, Forstl. Hochschule.
EISENTRAUT, Dr. M. (1920)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
ELSTER, Dr. Hans-Joachim (1935)	Langenargen, Bodensee. Inst. Seenforsch.

ELVEN, Dr. Eduard (1928) Uerdingen a. Niederrhein,
Hindenburgwall 3.

*VAN EMDEN, Dr. Fritz (1923) Dresden-A. 46 Keppgrund-
straße 18.

ENTZ, Prof. Dr. Géza jr. (1912) Tihany (Ungarn), Biologiei
Intezet.

ERDMANN, Dr. Kurt (1934) Greifswald, Pharmakol. In-
stitut, Langefuhrstr. 23a.

ERDMANN, Dr. W. (1931) Hamburg 5, Kirchenstr. 47,
Fischereibiol. Inst.

*ERHARD, Prof. Dr. Hub. (1911) Freiburg (Schweiz), Zool. Inst.

ESCHERICH, Geh.-Rat Prof. Dr. K., Institut f. an-
gewandte Zoologie (1899) München, Amalienstr. 52.

EVENIUS, Dr. J. (1925) Stettin, Landwirtschaftskam-
mer, Werderstr. 32.

FARKAS, Prof. Dr. B. (1927) Szeged, System. Zool. Inst.

FEUERBORN, Prof. Dr. H. J. (1923) Braunschweig Zool. Inst.

FISCHEL, Dr. Werner (1928) Münster, Westf., Zool. Gart.

FISCHER, Prof. Dr. F. C., Chem. Inst. Freiburg i. Br., Burgunder-
straße 30.

FISCHER, Fr. Dr. Ilse (1934) Leipzig C 1, Zool. Inst., Tal-
straße 33.

*FLEISCHMANN, Prof. Dr. A. (1903) Erlangen, Zool. Inst.

FRAENKEL, Dr. Gottfried (1930) London W C 1, Dep. Zool.
Univ. Coll., Gower St.

v. FRANKENBERG, Dr. G., Dir. Mus. a. D. (1921) Hannover, Wiesnau 16.

*FRANZ, Prof. Dr. Viktor (1907) Jena, Zool. Inst.

FREUDENSTEIN, Dr. K., Lehranst. Bienenzucht
(1929) Marburg (Lahn), Zool. Inst.

*FREUND, a. o. Prof. Dr. Ludwig, Hygien. Inst.
(1906) Prag II, Preslova 7.

FRIEDERICHS, Prof. Dr. Karl, Reg.- u. Ökono-
mierat a. D. (1907) Rostock, Prinz-Friedrich-
Karl-Straße 6.

FRIELING, Cand. H. (1933) Göttingen, Weender Str. 7.

*FRIESE, Prof. Dr. H. (1890) Schwerin i. M., Kirchenstr.,
Friesenhaus.

*v. FRISCH, Prof. Dr. K. (1911) München 2 NW, Zool. Inst.,
Luisenstraße 14.

GEBBING, Dr. J., Direktor d. Zool. Gartens (1923) Leipzig, Pfaffendorfer Str. 29.

GEIGY-RACINE, Dr. Rudolf, Ass. (1931) Basel, Zool. Anst.

GEINITZ, Prof. Dr. Bruno (1922) Freiburg i. B., Inst. Bienenk.

v. GELEI, Prof. Dr. J. (1925) Szeged, Zool. Inst., Tisza-
Lajos-Körut 6 (Ungarn).

GERHARDT, Prof. Dr. Ulrich (1905) Halle a. d. S., Anat.-Physiol.
Inst., Wilhelmstr. 27/28.

*GIERSBERG, Prof. Dr. Hermann (1921) Breslau, Zool. Inst., Stern-
straße 21.

GÖNNERT, Dr. R., Tropeninst. (1935)	Hamburg 4, Bernhard-Nocht-Straße 74.
GOETSCH, Prof. Dr. Wilh. (1922)	Breslau 9, Zool. Inst., Sternstraße 21.
GOFFART, Dr. H., Biol. Reichsanst. (1926) . . .	Kitzeberg b. Kiel.
*GOLDSCHMIDT, Prof. Dr. R., Kaiser-Wilhelm-Inst. f. Biologie (1902)	Berlin-Dahlem, Boltzmannstraße.
GOTTSCHEWSKI, Dr. Georg (1935)	Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilh.-Inst. Biol.
GRAUPNER, Dr. Heinz (1927)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
GRIMPE, Prof. Dr. G. (1915)	Leipzig, Zool. Inst., Talstraße 33.
*GRUBER, Geh. Hofrat Prof. Dr. A. (1890) . . .	Schachen bei Lindau, Bodensee, Lindenhof.
GRÜNEBERG, Dr. Hans (1931)	London, Univ. Coll., Dep. Zool.
*GUENTHER, Prof. Dr. Konrad (1903)	Freiburg i. Br., Reichsgrafensteinstraße 18.
HAAS, Dr. F. (1922)	Frankfurt a. M., Senckenb. Mus., Victoriaallee 7.
HÄMMERLING, Dr. J., Privatdoz., Kaiser-Wilhelm- Inst., Biol. (1928)	Berlin-Dahlem, Boltzmannstraße.
HAEMPEL, Prof. Dr. Oskar, Vorst. Lehrkanzel, Hydrob. Fischerei, Hochsch. Bodenkultur (1928)	Wien XIX, Nedeagasse 12.
HÄNEL, Dr. Herbert, Ass. (1933)	Leipzig C 1, Zool. Inst., Talstraße 33.
v. HAFFNER, Prof. Dr. Konst., Kustos Zool. Inst. (1922)	Hamburg I, Steintorwall.
*HAGMANN, Dr. Gottfried (1909)	Faz. Taperinha, Santarém (Para), Brasil.
*HAGMEIER, Prof. Dr. A., Direktor Biol. Anst. (1920)	Helgoland.
*HAMBURGER, Fr. Dr. Clara, Assistentin (1906)	Heidelberg, Zool. Inst.
HANIEL, Dr. Curt (1928)	München, Pienzenauer Str. 38.
*HARMS, Prof. Dr. Jürgen W. (1908)	Jena, Zool. Inst.
HARNISCH, Prof. Dr. Otto (1924)	Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
*HARTMANN, Prof. Dr. M., Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie (1902)	Berlin-Dahlem, Boltzmannstraße 2.
HASE, Prof. Dr. Albrecht, Biol. Reichsanst. (1912)	Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.
*HATSCHEK, Hofrat, Prof. Dr. B. (1891)	Wien VIII, Langeasse 8.
HEBERDEY, Dr. Rudolf (1929)	Graz, Zool. Inst.
HEBERER, Dr. Gerhard (1923)	Zool. Inst. Frankfurt/M., Robert-Mayer-Straße 6.

HECHT, Dr. Otto, Agric. exper. Stat. (1924)	Rehoboth b. Tel Aviv, Palästina.
HECK, Dr. Lutz, Direktor (1921)	Berlin W 62, Zool. Garten, Budapest Straße 9.
HEDICKE, Dr. Hans (1925)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstraße 43.
HEIDERMANNS, Prof. Dr. Curt (1929)	Bonn, Zool. Inst.
*HEMPELMANN, Prof. Dr. F. (1905)	Leipzig, Zool. Inst., Talstr. 33.
HENKE, Dr. Karl, Privatdoz. (1925)	Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Inst. Biol., Boltzmannstraße 2.
*HENKING, Geh.-Rat Prof. Dr. (1890)	Berlin-Dahlem, Schweinfurter Straße 29.
HENTSCHEL, Prof. Dr. E. (1912)	Hamburg I, Zool. Inst. u. Mus., Steintorwall.
HERBST, Prof. Dr. C. (1914)	Heidelberg, Zool. Inst.
HERFS, Dr. Adolf (1922)	Leverkusen bei Köln, Kasino I.
HEROLD, Dr. W. (1912)	Swinemünde, Wasserstr. 2.
HERRE, Dr. Wolf, Tierzuchtingst. (1934)	Halle a. d. S., Sophienstr. 35.
HERTER, Prof. Dr. Konrad (1921)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstraße 43.
HERTLING, Dr. Helmuth, Kustos d. Biol. Anst. (1921)	Helgoland
HERTWIG, Frl. Prof. Dr. Paula (1926)	Berlin-Grunewald, Wangenheimstraße 28.
HERTZ, Frl. Dr. Mathilde (1928)	Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilh.-Inst. Biol., Boltzmannstr.
HESSE, Prof. Dr. Erich, Kustos (1920)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
HESSE, Prof. Dr. R. (1898)	Berlin-Frohnau, An der Buche 2.
*HEYMONS, Prof. Dr. Richard (1892)	Berlin N 4, Landwirtschaftl. Hochsch., Invalidenstr. 42.
*HILZHEIMER, Prof. Dr. M. (1906)	Berlin S 14, Märkisch. Mus.
HIMMER, Dr. A. (1922)	Erlangen, Anstalt Bienenzucht.
*HIRSCH-SCHWEIGER, Dr. Erwin, Fischerei-Direktor (1913)	Altona, Hohenzollernring 33.
HIRSCH, Dr. Gottwalt Ch. (1922)	Utrecht, Zool. Labor., Abt. exper. Histol., Janskerkhof 3.
HOFFMANN, Prof. Dr. Hans (1921)	Jena, Zool. Inst.
*HOFFMANN, Prof. Dr. R. W. (1899)	Göttingen, Zool. Inst.
v. HOLST, Erich (1934)	Neapel, Stazione Zoologica.
HOLTFRETER, Privatdoz., Dr. Johannes (1929) .	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
*HOLTZINGER-TENEVER, Hans (1913)	Oldenburg, Holtzingerstraße 4.
ILSE, Frl. Dr. Dora (1929)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.

JACOBI, Prof. Dr. Arnold (1901)	Dresden-A., Zwinger.
JACOBS, Dr. Werner (1925)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
JANISCH, Reg.-Rat Dr. Ernst, Biol. Reichsanstalt (1924)	Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Str. 19.
JANSON, Prof. Dr. O. (1933)	Köln, Dellbrück.
JAPHA, Prof. Dr. Arnold (1907)	Halle a. d. S., Schwuchtstraße 17.
JOLLOS, Prof. Dr. Victor (1911)	Madison (Wis.), Zool. Laborat.
*JORDAN, Prof. Dr. H. J. (1902)	Utrecht, Labor. Vgl. Physiol., Alex. Numankade 89.
*JORDAN, Dr. K., Zool. Mus. (1901)	Tring, Herts (England).
JOSEPH, Prof. Dr. H. (1924)	Wien I, 2. Zool. Inst., Univ.
JUNG, Cand. Kurt (1935)	Kiel, Zool. Inst., Hegewischstraße.
JUNKER, Dr. Herm., Pilzforsch.-Inst., Krankenhaus Eppendorf (1922)	Hamburg 20, Martinstraße.
JUST, Prof. Dr. Günther (1921)	Greifswald, Inst. menschl. Vererb. Eugenik.
KAHMANN, Dr. Hermann (1935)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
*v. KENNEL, Prof. Dr. J., Wirkl. Staatsrat, Exz. (1891)	München-Waldtrudering, Usambarastr. 10.
KERR, Prof. Dr. Graham (1925)	Glasgow, Dep. Zool. University.
KIESSELBACH, Dr. Anton (1933)	Greifswald, Inst. Entw. mech., Stralsunder Str. 10.
*KLATT, Prof. Dr. Berthold (1920)	Hamburg 1, Zool. Inst., Steintorwall.
KOCH, Dr. Anton (1924)	Breslau 9, Zool. Inst., Sternstraße 21.
*KÖHLER, Prof. Dr. Aug. (1892)	Jena, Roonstraße 9.
*KOehler, Prof. Dr. Otto (1914)	Königsberg i. Pr., Zool. Inst., Sternwartestraße 1.
KÖHLER, Dr. Wilhelm, Ass. (1935)	Zürich 6, Zool. Inst.
*KÖNIG, Geh.-Rat Prof. Dr. Al. (1890)	Bonn, Koblenzer Str. 164.
*KOLBE, Prof. H. J. (1892)	Berlin-Lichterfelde W, Steinäckerstraße 12.
KOLLER, Dr. Gottfried (1925)	Woosung near Shanghai, Tungchi Univ., Zool. Inst.
KONSULOFF, Prof. Dr. Stefan (1921)	Sofia, Zool. Inst., Oberirschtestraße 11.
KOSSWIG, Prof. Dr. Curt (1928)	Münster, Westf., Zool. Inst., Stuttgart, Mohlstr. 1.
KRÄMER, Prof. Dr. Augustin (1935)	
KRIEG, Prof. Dr. Hans, Dir. Zool. Staatssammlung (1928)	München 2 M, Neuhauser Straße 51.

KRIMMEL, Dr. Otto, Prof. am Höh. Lehrerinnen-seminar (1908)	Stuttgart, Neckarstr. 39A.
KRÖNING, Prof. Dr. Friedr., (1922)	Göttingen, Zool. Inst.
KRÜGER, Dr. Fr., Zool. Inst. (1928)	Münster, z. Z. Utrecht.
KRÜGER, Prof. Dr. Paul (1911)	Heidelberg, Zool. Inst.
KRUMBIEGEL, Dr. Ingo (1929)	Dresden, Zool. Garten.
*KÜHN, Prof. Dr. A. (1908)	Göttingen, Zool. Inst.
*KÜNKEL, Prof. Carl, Schulkommissär (1900)	Heidelberg, Mittelstr. 44.
KÜNNE, Dr. Clemens (1928)	Helgoland, Biol. Anst.
*VON KÜNSSBERG, Freifrau Dr. Katharina (1910)	Heidelberg, Bergstraße 53.
KUHL, Dr. Willi, Privatdoz. (1923)	Frankfurt a. M., Zool. Inst., Robert-Mayer-Straße 6.
KUHN, Prof. Dr. Otto (1922)	Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
KUMMERLÖWE, Dr. Hans (1929)	Leipzig C 1, Inselstr. 25.
KUNTZEN, Prof. Dr., Kustos (1921)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
*LANDAUER, Dr. Walter (1922)	Storrs, Agric. Exper. Stat., Connecticut.
*LAUTERBORN, Prof. Dr. R. (1895)	Freiburg i. Br., Forstzool. Institut.
LEBEDINSKY, Prof. Dr. N. G., Vgl. anat.-exper-zool. Inst. (1924)	Riga (Lettland), Albertstr. 10.
LEHMANN, Dr. F. E. (1926)	Bern, Zool. Inst., Muldenstr. 8.
LEHMENSICK, Dr. R. Paras.-Labor. (1929)	Bonn, Endenicher Allee 19.
LEIBER, Prof. Dr. A. (1903)	Heidelberg-Handschuhsheim, Rohloch 19.
LEINER, Dr. Michael, Studienrat (1932)	Bremen, Carlshafener Str. 59.
LEISEWEITZ, Prof. Wilhelm, Hauptkonservator, Abteilungsleiter (1928)	München 25, Wolfratshauser Straße 17/6.
v. LENGERKEN, Prof. Dr. H. (1917)	Berlin N 4, Landwirt. Hochschule, Invalidenstr. 42.
LENZ, Dr. Fr., Prof., Hydrob. Anst. (1923)	Plön.
v. LINDEN, Gräfin Prof. Dr. Maria (1902)	Stuttgart O, Naturaliensammlung, Archivstr. 3.
LINDNER, Dr. Erwin (1922)	Leipzig S 3, Selnecker Str 4II.
LINKE, Dr. Otto (1933)	Hamburg 5, Kirchenallee 47.
LISSNER, Dr. Helmuth, Fischereibiol. Abt. d. Zool. Mus. (1922)	Darmstadt, Stiftstraße 29.
LIST, Prof. Dr. Th., Mus. u. Technische Hochschule (1903)	Graz, Harraschg. 21.
*LÖHNER, Prof. Dr. Leop., Physiol. Inst. (1912)	Berlin-Schöneberg, Martin-Luther-Straße 45.
LOEWENTHAL, Dr. Hans (1922)	Altenberg, Post Greifenstein, Nied.-Österreich.
LORENZ, Dr. Konrad (1935)	Halle a. d. S., Zool. Inst., Domplatz 4.
LUDWIG, Dr. Wilhelm, Privatdoz. (1926)	

LÜTTTSCHWAGER, Dr. H. (1925)	Zoppot bei Danzig, Kollathstraße 7.
LUTHER, Prof. Dr. Alex., Vorst. Zool. Stat. Tvärmunde (1926)	Helsingfors, Djurgårdsvilan 8.
LUTHER, Dr. W. (1934)	Erlangen, Zool. Inst.
*MANGOLD, Prof. Dr. Otto (1922)	Erlangen, Zool. Inst.
MARCUS, Prof. Dr. E. (1919)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstraße 43.
MARTIN, Geh.-Rat, Prof. Dr. Paul (1902)	Gießen, Tieranatomie.
*MARTINI, Prof. Dr. E. (1906)	Hamburg 4, Tropeninstitut, Bernhard-Nocht-Str. 74.
MASSLOW, Dr. Alexander W., Biol. Labor. Med. Inst. (1931)	Charborowsk.
MATTES, Prof. Dr. Otto (1929)	Marburg (Lahn), Zool. Inst.
MATTHES, Prof. Dr. E. (1921)	Greifswald, Zool. Inst., Bismarckstraße 11/12.
*MATZDORF, Prof. Dr. C., Oberstudiendirektor (1891)	Berlin-Niederschönhausen, Lindenstraße 36.
MAYER, Bernhard, Hilfsass. (1935)	Freiburg i. Br., Zool. Inst.
MAYR, Dr. Ernst (1926)	New York, American Mus.
MEISE, Dr. Wilhelm (1928)	Dresden-A., Zool. Mus., Zwinger.
MENNER, Dr. E., Ass. (1935)	Halle a. S., Zool. Inst., Domplatz 4.
MERKER, Prof. Dr. Ernst (1921)	Gießen, Zool. Inst.
MERTENS, Dr. R., Privatdoz. (1921)	Frankfurt a. M., Senckenb. Mus., Victoriaallee 7.
*MERTON, Prof. Dr. Hugo (1907)	Heidelberg, Philosophenweg Nr. 11.
*MEYER, Prof. Dr. Adolf, Bibliotheksrat und Privatdozent (1921)	Altona-Blankenese, Elbchaussee 95.
MEYER, Dr. Anton (1934)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
MEYER, Dr. Eckart, Inst. Pflanzenkrank. (1933)	Bonn, Rh., Nußallee 9.
MEYER, Dr. Erich (1929)	Leipzig N 22, Kanalstr. 1.
*MICHAELSEN, Prof. Dr. W. (1897)	Hamburg I, Zool. Inst. u. Mus., Steintorwall.
MILOJEVIĆ, Prof. Borivoje D. (1923)	Belgrad (Jugoslavia), Nemanjina ul 16.
MOHR, Fr. Erna (1917)	Hamburg I, Zool. Mus., Stein-torwall.
MORTIMER, Clifford H. (1935)	Wray Castle, Nr. Ambleside, Westmorland (England).
MOSEBACH-PUKOWSKI, Fr. Dr. Erna (1933)	Breslau 10, Friesenstr. 29.
MOSER, Frau Dr. F. Hoppe (1911)	München, Franz-Joseph-Str. Nr. 19.

*MOSER, Prof. Dr. Joh. (1919)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
MUDROW, Frl. Dr. Lilly (1933)	Düsseldorf-Oberkassel, Markgrafenstraße 13.
*MÜLLER, Geh.-Rat Prof. Dr. G. W. (1892)	Greifswald, Roonstraße 3.
MÜLLER, Dr. Herb. Const. (1914)	Bombay, Brit.-Indien, Post Box 991.
MÜLLER, Prof. Lorenz, Hauptkonservator, Zool. Sammlung (1928)	München 39, Kratzerstr. 16.
MURR, Dr. Erich, Privatdoz., Landw. Hochsch. (1926)	Berlin-Zehlendorf, Riemeisterstraße 144.
MUTSCHELLER, Dr. Fr. (1928)	Salem (Baden).
*NACHTSHEIM, Prof. Dr. H., Inst. Vererbungsforsch. (1913)	Berlin-Dahlem, Schorlemer Allee.
NACHTWEY, Dr. Robert (1923)	?
*NERESHEIMER, Dr. Eugen, Abt.-Vorstand an der Landw. Chem. Versuchsstat. (1903)	Wien IX, Borschkegasse.
NEU, Dr. Wolfgang, Zool. Inst., Mus. (1932) .	Stambul (Türkei).
*NIEDEN, Dr. Fritz (1909)	Schmalkalden (Thür.), Johannsgasse 13.
NIETHAMMER, Dr. Günther (1934)	Berlin-Grunewald, Hagenstraße 77a.
*NOWIKOFF, Prof. Dr. M. (1923)	Prag II, U. Karlowa 3.
*OBST, Dr. Paul (1904)	?
*OKA, Prof. Dr. Asajiro (1896)	Tokio, Kawada-mati, Usigome.
OKA, Dr. Hidemiti (1929)	Tokio, Zool. Laborat. Univ.
OSTERWALD, Cand. Hans (1923)	Halle a. d. S., Schwimmerweg 34.
PANDAZIS, Dr. Georg (1928)	Athen, Piräusstr. 24.
PANNING, Dr. A. (1933)	Hamburg I, Zool. Inst., Stein-torwall.
*PAPPENHEIM, Prof. Dr. P. (1906)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
PARISER, Frl. Dr. Käte (1921)	Spanien.
PAX, Prof. Dr. Ferd. (1924)	Breslau IX, Zool. Institut, Sternstraße 21.
PENNERS, Prof. Dr. Andreas (1921)	Würzburg, Zool. Inst., Röntgenring 10.
PETERS, Dr. Hans (1933)	Münster, Westf., Zool. Inst.
PETERS, Dr. Nic. (1929)	Hamburg I, Zool. Mus., Stein-torwall.
PETZOLD, Frl. Dr. Wiltrud (1928)	Falkenau b. Flöha (Sachsen).
PFLUGFELDER, Dr. Otto, Ass. (1935)	Tübingen, Zool. Inst.
PINTNER, Prof. Dr. Th. (1912)	Wien I, Zool. Inst. Univers.
*PLATE, Prof. Dr. L. (1890)	Jena, Zool. Inst.

PLEHN, Frau Prof. Dr. Marianne, Biolog. Ver-	
suchsanstalt für Fischerei (1921)	München 2 NO 6, Veterinär- straße 6.
*POCHE, Dr. Franz, Kustos (1911)	Wien I, Naturhist. Museum, Zool. Abt., Burgring 7.
POHLE, Prof. Dr. Hermann (1921)	Berlin N 4, Zool. Mus., Inva- lidenstraße 43.
POPOFF, Prof. Dr. Methodi (1935)	Sofia, Biol. Inst., Postfach 330.
PORTMANN, Prof. Dr. Adolf (1931)	Basel, Zool. Anstalt.
*PRATJE, Prof. Dr. Andre, Konservator (1921) .	Erlangen, Anatom. Anstalt.
*PRELL, Prof. Dr. H., Zool. Inst., Forstl. Hoch- schule (1908)	Tharandt.
PRELL, Frau Dr. A. (1921)	Tharandt.
QUERNER, Dr. Friedrich Ritter v. (1928) . .	?
RADOVANOVÍC, Dr. M. (1935)	Serajewo (Jugoslaw.), Mus.
RAHM, Prof. Dr. Gilbert (1921)	Freiburg (Schweiz), Zool. Inst.
RAMME, Prof. Dr. W. (1922)	Berlin N 4, Zool. Mus., Inva- lidenstraße 43.
RAMMNER, Dr. W. (1926)	Leipzig N 26, Fuchs-Nord- hoff-Straße 90.
RAUTHER, Prof. Dr. Max (1905).	Stuttgart O, Württ. Natu- raliensammlung, Archiv- straße 3.
REBEL, Hofrat Prof. Dr. Hans, Dir. Zool. Abt., Naturhist. Mus. (1927)	Wien I, Burgring 7.
REIBISCH, Prof. Dr. J. (1907)	Kiel, Feldstr. 96.
REICH, Dr. Hans (1934)	Stettin, Frauenstr. 29.
REICHENOW, Prof. Dr. Eduard (1912)	Hamburg 4, Tropeninstitut, Bernhard-Nocht-Str. 74.
*REICHENSPERGER, Prof. Dr. A. (1911)	Bonn, Zool. Inst.
REINIG, Dr. W. F., Wiss. Hilfsarb. preuß. Akad. Wiss. (1930)	Berlin N 4, Zool. Inst., Inva- lidenstraße 43.
REISINGER, Prof. Dr. Erich (1927)	Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
REITH, Dr. F., Inst. Entw.-mech. Vererb. (1928)	Breslau 16, Maxstraße 14.
REMANE, Prof. Dr. Adolf (1921)	Halle a. S., Zool. Inst., Dom- platz 4.
*RENGEL, Prof. Dr. C. (1900)	Woltersdorf bei Erkner, Kalk- seestraße 14.
RENSCH, Dr. Bernh. (1923)	Berlin N 4, Zool. Mus., Inva- lidenstraße 43.
RETHFELDT, Dr. Christoph, Doz. Biol., Pädagog. Akad. (1921)	Elbing.
*RHUMBLER, Prof. Dr. L. (1893)	Hann.-Münden, Veckerhage- ner Straße 73.
RIETSCHEL, Dr. P. E., Ass., Zool. Inst. (1933) .	Frankfurt a. M., Victoriaallee.
RIES, Dr. Erich (1930).	Leipzig C 1, Zool. Inst., Tal- straße 33.

ROCH, Dr. Felix (1925)	Berlin-Lankwitz, Bruchwitzstraße 26a.
RÖSCH, Dr. G. A., Privatdoz. (1924)	Hohenheim b. Stuttgart, Landwirtschaftl. Hochsch.
ROEWER, Prof. Dr. C. Fr., Studienrat (1913)	Bremen, Am Weidedamm 5.
ROHDE, Geh.-Rat Prof. Dr. E. (1905)	Breslau 9, Zool. Inst., Sternstraße 21.
ROSENWALD, Dr. Kurt (1928)	?
*v. ROTHSCHILD, Lord Dr. W. (1900)	Tring. Herts (England).
ROTSMANN, Dr. Eckhard (1931)	Freiburg i. Br., Zool. Inst.
*SARASIN, Dr. Fritz (1890)	Basel, Spitalstraße 22.
SATŌ, Dr. Tadao (1931)	Tokyo, Hongo, Zool. Inst. Univ.
SCHARNKE, Dr. Hans (1931)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
SCHARRER, Dr. E. (1928)	Frankfurt a. M., Neurol. Inst., Gartenstr. 229.
*SCHAXEL, Prof. Jul. (1910)	Leningrad, Labor. exper. Zool. Morphol.
*SCHAUNISLAND, Prof. Dr. H. (1890)	Bremen, Mus., Humboldtstraße.
*SCHELLENBERG, Prof. Dr. Adolf, Kustos (1921)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
SCHEURING, Prof. Dr. Ludwig Biol. Versuchsanstalt für Fischerei (1921)	München 2 NO 6, Veterinärstraße 6.
SCHILDNER, Dr. F. A., Ass. Biol. Reichsanstalt (1927)	Naumburg a. d. S.
SCHINDLER, Dr. Otto, Zool. Staatssamml.	München 2 M, Neuhauserstraße 51.
SCHLEIP, Prof. Dr. Waldemar (1906)	Würzburg, Zool. Inst., Röntgenring 10.
SCHLIEPER, Dr. Carl, Privatdoz. (1926)	Marburg (Lahn), Zool. Inst.
SCHLOTTKE, Dr. Egon, Privatdoz. (1933)	Rostock, Meckl., Zool. Inst., Blücherplatz.
SCHMEIL, Prof. Dr. O. (1906)	Heidelberg, Schloß Wolfsbrunnenweg 29.
*SCHMIDT, Prof. Dr. W. J. (1909)	Gießen, Zool. Inst.
SCHNEIDER, Dr. K. M., Ass. Zool. Garten (1923)	Leipzig C 1, Pfaffendorfer Straße 29.
*SCHRÖDER, Prof. Dr. Olaw (1906)	Kiel, Zool. Mus.
*SCHUBERG, Geh.-Rat Prof. Dr. A. (1890)	Stuttgart, Werastraße.
*SCHUBOTZ, Prof. Dr. H. (1913)	?
*v. SCHUCKMANN, Reg.-Rat Dr. W., Reichsgesundheitsamt (1909)	Berlin-Dahlem, U. d. Eichen 82/84.
SCHULZE, Prof. Dr. P. (1913)	Rostock, Zool. Inst.

SCHWANGART, Prof. Dr. F. (1903)	Gräfeling b. München, Villa Feuge, Wandlhamerstr. 25.
SCHWARZ, Dr. Eugen (1933)	Berlin-Dahlem, Inst. Vererb., Albrecht-Thaer-Weg 6.
SCHWARZ, Dr. Fritz, Studienass. (1933)	Passau, Leopoldstr. 7.
SEIDEL, Prof. Dr. Friedrich (1924)	Königsberg i. Pr., Zool. Inst.
SEIFERT, Dr. Rudolf (1934)	Greifswald, Zool. Inst.
SEILER, Prof. Dr. Jakob (1921)	Zürich, Anat.-physiol. Inst., Techn. Hochschule.
*SEITZ, Prof. Dr. A. (1891)	Darmstadt, Bismarckstr. 59.
*DE SELYS LONGCHAMPS, Dr. Marc (1911)	Brüssel, Avenue Jean Linden 61.
SICK, Cand. Herbert (1935)	Kiel, Zool. Inst., Hegewischstraße.
SPEK, Prof. Dr. J. (1921)	Heidelberg, Zool. Inst.
SPEMANN, Geh.-Rat Prof. Dr. Hans (1900)	Freiburg i. Br., Goethestr. 53.
SPIEGEL, Dr. Arnold (1926)	Jena, Zool. Inst.
SPREHN, Prof. Dr. med. Curt (1925)	Ankara, Landw. Hochsch. (Türkei).
*SPULER, Prof. Dr. A. (1882)	Erlangen, Heuwaagstraße.
STADLER, Dr. med. H. (1922)	Lohr a. Main.
STAMMER, Dr. Hans Jürgen, Privatdoz. (1923)	Breslau 9, Zool. Inst., Sternstraße 21.
*STECHE, Prof. Dr. (1907)	Leipzig, König-Johann-Straße 16.
STECHOW, Prof. Dr. Eb. (1910)	München 2 M, Zool. Samml., Neuhauser Straße 51.
STEINBÖCK, Prof. Dr. Otto (1932)	Innsbruck, Zool. Inst., Universitätsstr. 4.
*STEINER, Prof. Dr. G., Bureau Plant Industry U. S. Dep. Agric. (1919)	Washington, D. C.
STEINER, Dr. Gerolf., (1933)	Karlsruhe, Kältetechn. Inst., Techn. Hochschule
STEINIGER, Dr. F. (1934)	Greifswald, Inst. menschl. Vererb.
STEINITZ, Dr. med. Walter (1927)	?
*STEINMANN, Prof. Dr. Paul (1908)	Aarau, Kantonschule (Schweiz).
*STEMPELL, Prof. Dr. W. (1899)	Münster i. W., Gertrudenstraße 31.
STETTER, Dr. H. (1928)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
*STEUER, Prof. Dr. Adolf (1906)	Rovigno d'Istria. Ist. Biol. marina.
STICHEL, Dr. W.. Kustos, Reichszentr. Pelztierforschung (1928)	Berlin-Hermsdorf, Hillmannstraße 7 u. Leipzig, Zentralstraße 3.
STIEVE, Prof. Dr. Hermann, Anat. Anst. (1923)	Berlin NW 7, Luisenstr. 56.

*STILES, Prof. Dr. Charles Wardell (1894)	Washington, National Mus., Room 302.
*STITZ, Herm., Konrektor (1900)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
STOLTE, Prof. Dr. Hans-Adam (1921)	Tübingen, Zool. Inst.
STORCH, Prof. Dr. Otto (1922)	Graz, Zool. Inst.
*ZUR STRASSEN, Geh.-Rat Prof. Dr. (1895)	Frankfurt a. M., Zool. Inst., Robert-Mayer-Straße 6.
STREBEL, Dr. Otto, Studienrat (1928)	Speyer a. Rh., Schandeinstraße 10.
*STRESEMANN, Prof. Dr. Erwin (1923)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
*STRODTMANN, Dr. S., Studiendirektor (1897)	Wilhelmsburg a. d. Elbe.
*STROHL, Prof. Dr. Hans (1909)	Zürich, Concil. bibl. Hofstr. 49.
v. STUDNITZ, Dr. Gotthilf (1933)	Kiel, Niemannweg 87.
*v. STUMMER-TRAUNFELS, Prof. Dr. Rud. (1926)	Graz, Zool. Inst.
SÜFFERT, Prof. Dr. Fritz (1923)	Freiburg i. Br., Zool. Inst.
SZIDAT, Prof. Dr. Lothar, Inst. Schädlingsforsch. (1923)	Königsberg i. Pr., Kl. Schloßteichstraße.
THIEL, Dr. Max-Egon (1924)	Hamburg 1, Zool. Inst. u. Mus., Steintorwall.
*THIENEMANN, Prof. Dr. Aug. (1912)	Plön, Hydrobiolog. Anst. der Kaiser-Wilhelm-Gesellsch. ?
*THORSCH, Dr. med. Emil (1909)	Hamburg 1, Zool. Inst. Mus., Steintorwall.
TITSCHACK, Prof. Dr. Erich (1921)	Hamburg 26, Perthesweg 4.
TOEDTMANN, Dr. W., Studienrat (1925)	Marburg (Lahn), Zool. Inst.
TÖNNIGES, Prof. Dr. C. (1902, 1929)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
TORNIER, Prof. Dr. G. (1905)	
TRAPPmann, Dr. Walter, Biol. Reichsanstalt (1924)	Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.
TROJAN, Prof. Dr. Emanuel (1921)	Prag II, Vininča 3, Zool. Inst. d. Univ.
v. UBISCH, Prof. Dr. Leopold (1921)	Bergen, Norwegen.
UCHIDA, Prof. Dr. Tohru (1930)	Sapporo, Zool. Inst. Biol. Fak. Univ.
UDE, Studienrat Prof. Dr. H. (1911)	Hannover, Sallstraße 44 II r.
UHLMANN, Prof. Dr. E. (1922)	Jena, Phylet. Mus.
ULRICH, Dr. Werner, Privatdoz. (1923)	Berlin-Dahlem, Inst. Bienenkunde, Lentzeallee.
*VEJDOWSKY, Prof. Dr. F. (1900)	Prag, Zool. Inst. d. Böh. Univ.
*VERSLUYs, Prof. Dr. J. (1907)	Wien I., 2. Zool. Inst., Univ.
VITZTHUM, Dr. Graf Hermann (1924)	München, Linprunstr. 63.
VOELKEL, Reg.-Rat Dr. Hermann, Biol. Reichsanstalt (1924).	Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.

VOGEL, Prof. Dr. Rich. (1914)	Stuttgart O, Württ. Naturaliensammlung, Archivstr. Nr. 3.
VOGT, Prof. Dr. Walter (1922)	München, Anat. Anst., Pettenkoferstr. 11.
*v. VOSS, Dr. H. E. (1911)	Mannheim, Städt. Krankenh., Waldhofstr. 83.
*WACHS, Prof. Dr. Horst (1919)	Dresden-A. 21, Voglerstr. 75.
WAGLER, Dr. E., Zool. Staatssammlung (1921) .	München 2 M, Neuhauser Str. 51.
WAGNER, Prof. Dr. K. (1911)	Riga, Herder-Inst. (Lettl.).
*WAHL, Hofrat Prof. Dr. Bruno, Bundesanst. Pflanzenschutz (1900)	Wien II, Trunnenstraße 1.
WEBER, Prof. Dr. H., Forstzool. Inst. (1926)	Freiburg i. Br.
*WEBER, Prof. Dr. Max (1890)	Eerbeek (Holland).
WEIGMANN, Dr. Rudolph (1924)	Göttingen, Physiol. Inst.
WEISS, Dr. Paul (1925)	New Haven (Conn.), Yale Univ. Osborn, Zool. Labor.
WEISSENBERG, Prof. Dr. Richard (1922) . . .	Berlin-Wilmersdorf, Wittelsbacherstraße 11.
WERNER, Dr. Fritz, Assist. Ohrenklinik Eppendorfer Krankenhaus (1924)	Hamburg 20.
WESTPHAL, Dr. Albert (1934)	Hamburg 4, Tropeninst., Bernhard-Nocht-Str. 74.
WETZEL, Prof. Dr. Arno (1923)	Hohenstein-Ernstthal, Hans-Schemm-Schule.
WETZEL, Dr. Robert, Prosektor, Privatdoz. (1924)	Würzburg, Anat. Inst.
WETZEL, Prof. Dr. Rudolf (1932)	Berlin NW 7, Luisenstr. 56, Tierärztl. Hochsch. Inst. Parasitenk.
WEYER, Dr. Fritz (1931)	Hamburg 4, Tropeninst., Bernhard-Nocht-Straße 74.
WEYRAUCH, Dr. W. (1934)	Düren (Rhld.), Schenkelstr. 1a.
WILHELMI, Prof. Dr. J., Dir. Landesanstalt Was serhyg. Zool. Abt., Hon.-Prof. Techn. Hochsch. (1906)	Berlin-Lichterfelde 3, Stubenrauchstraße 4.
WITSCHI, Prof. Dr. Emil (1921)	Iowa City, Univ., U. S. A., Iowa.
WOHLFAHRT, Dr. Theodor S. (1935)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstraße 14.
WOLF, Dr. Ernst (1925)	Cambridge, Mass., Biol. Labor., Divinity Ave.
*WOLF, Dr. Eugen (1904)	Stuttgart, Haus Himmelsburg, Obere Birkenwaldstraße 85.
WOLFF, Dr. med. Bruno (1922)	Neuzelle.
WOLFF, Prof. Dr. Max (1910).	Eberswalde, Forstakademie, Moltkestraße 19.

*WOLTERECK, Prof. Dr. Richard (1897)	Ankara (Türkei), Zool. Inst., Landw. Hochsch.
*WOLTERSTORFF, Dr. W., Kustos am Mus. (1890)	Magdeburg, Domplatz 5.
WULFF, Prof. Dr. Alfred (1921)	Helgoland, Biol. Anst.
WUNDER, Prof. Dr. Wilhelm (1922)	Breslau IX, Zool. Inst., Sternstraße 21.
WURMBACH, Dr. Hermann, Privatdoz. (1929) . .	Bonn, Zool. Inst.
ZACHER, Dr. Friedrich, Reg.-Rat (1930)	Berlin-Steglitz, Schildhornstraße 9.
ZANDER, Prof. Dr. E. (1914)	Erlangen, Anst. Bienenzucht.
ZANDT, Prof. Dr. Ferd. (1923)	Konstanz, Anst. f. Bodenseeforschung, Reichenaustr. 8.
*ZARNIK, Prof. Dr. Boris, Morphol. Biol. Inst. Salata (1909)	Agram (Zagreb), Jugoslavia.
*ZELINKA, Hofrat Prof. Dr. K. (1890)	Wien III., Siegelgasse 1.
*ZIMMER, Prof. Dr. Carl, Direktor des Zool. Mus. (1902)	Berlin N 4, Invalidenstr. 43.
*ZSCHOKKE, Prof. Dr. Fr. (1890)	Basel, Zool. Anst.
ZUELZER, Frl. Dr. Margarete, Reg.-Rat, Reichsgesundheitsamt (1921)	Berlin W 15, Lietzenburger Straße 40.

C. Außerordentliche Mitglieder.

Biologische Station (1926)	Lunz a. See, Niederösterreich.
*I. G. Farbenindustrie (1922)	Frankfurt a. M. 20, Grüneburgplatz.
*FISCHER, Dr. G., Verlagsbuchhändler (1922) . .	Jena.
HAIM, Emil, Akad. Verlagsbuchh. (1927)	Wien I., Maria-Theresia-Straße 10.
Instituto de Biologia	Santiago (Chile).
Inst. Entw.-mech. Vererb. (1928)	Breslau 16, Maxstraße 14.
JACOBY, Kurt, Akad. Verlagsges. (1924)	Leipzig, Sternwartestr. 8.
JUNK, Dr. W., Verlagsbuchhändler (1913)	Den Haag, Scheveningsche Weg 74.
Royal Institute of Science (1934)	Bombay.
SCHWEIZERBARTSCHE Verlagsbuchhandlung (1904)	Stuttgart, Johannesstr. 3a.
Staats- und Universitätsbibliothek (1923)	Hamburg.
THOST, Dr. Robert, Verlagsbuchhändler (Gebr. Bornträger) (1921)	Berlin-Nikolassee, An der Rehwiese 14.
Universitätsbibliothek (1913)	Göttingen.
Zoologisches Institut (1925)	Halle a. d. S., Domplatz 4.
Zoologisches Institut (1934)	München 2 NW, Luisenstr 14.
Zoologisches Institut (1929)	Münster, Westf.
Zoologisches Institut (1932)	Würzburg, Röntgenring 10.

Postscheckkonto:

Deutsche Zoologische Gesellschaft Berlin 108191.

38. Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Anwesende	5
2. Tagesordnung	7
3. Ansprachen und Grüße	9
4. Geschäftliches	17
a) Bericht des Schriftführers	17
b) Diplombiologe	20
c) Nächstjährige Versammlung	20
d) Bericht über Zoologischen Bericht	21
e) Bericht über »Tierreich«	21
f) Vorwahl für die Wahl des Vorstandes 1936-37	21
g) Antrag Apstein	22
h) Antrag Geinitz, den Mitgliedsbeitrag für Kinderreiche zu ermäßigen	22

Referate und Vorträge

(alphabetisch nach Autoren).

19. DUSPIVA, FRANZ und LINDERSTRØM-LANG, K., Die Keratinverdauung der Larven von <i>Tineola biselliella</i>	126-131
17. EGGERS, FRIEDRICH: Die Sinndeutung harmonischer und extremer Farben und Formen bei Tieren	114-121
29. FISCHER, F. G., Zur chemischen Kenntnis der Induktionsreize in der Embryonal-Entwicklung. 2 Abb.	171-176
26. GIERSBERG, HERMANN, Gehirntransplantationen bei Amphibien. 9 Abb.	160-168
8. HARNISCH, OTTO, Zur Analyse des Sauerstoffverbrauchs einiger Wirbellosen. 1 Abb.	55-60
33. HARTMANN, MAX, Weitere experimentelle Ergebnisse zur Sexualitätstheorie (Titel)	295
27. HASE, ALBRECHT, Zur äußeren Gestaltung zoologischer Forschung	168-169
30. HENKE, KARL, Über Bau und Entwicklung tierischer Zeichnungsmuster. 25 Abb. (Referat)	176-224
10. HERRE, WOLF, Hypophysenimplantationen bei Marmormolchlarven. 4 Abb.	65-75
6. HERTER, KONRAD, Die Höhe des thermotaktischen Optimum als Art- und Rassenmerkmal bei Nagetieren. 2 Abb., 3 Tab.	31-39

Inhaltsverzeichnis.

313

	Seite
16. v. HOLST, ERICH, Die Gleichgewichtssinne der Fische. 4 Abb.	108-114
12. HOLTZINGER-TENEVER, HANS, Über Strukturbilder des Natternhemdes bei Schlangen. Ein Hilfsmittel zur Systematik. 27 Abb.	83-92
18. JUNG, KURT, Aus der Biologie der Ameisen	121-125
25. KAHMANN, HERMANN, Physiologische Untersuchungen am Forellensperma	158-159
7. KOEHLER, OTTO, O. MÜLLER und R. WACHHOLTZ, Kann die Taube Anzahlen erfassen. 5 Abb., 5 Tab.	39-54
14. KUHL, WILLI, Die Bewegungen isolierter Amphibienblastomere und ihr Verhalten zueinander. Ergebnisse einer Zeitrafferfilmanalyse. 4 Abb.	101-108
15. —: Demonstrationen entwicklungsgeschichtlicher Mikro-Zeitraffer-filme	108
5. LUDWIG, WILHELM, Über genetische Unterschiede zwischen stab- und V-förmigen Chromosomen beim Genus <i>Drosophila</i> . 4 Abb., 2 Tab.	23-31
24. MAYER, BERNHARD, Regulation nach Verpflanzung halber Organisatoren	157-158
31. MENNER, E., Der Pecten im Auge der Vögel. Ergebnisse über seinen histologischen Bau und seine physiologische Bedeutung	244-248
21. MORTIMER, CLIFFORD H., Experimentelle und cytologische Untersuchungen über den Generationszyklus der Cladoceren	135-141
34. PENNERS, ANDREAS, Neue Experimente zur Frage nach der Potenz der neutralen Keimhälfte von <i>Rana fusca</i> einen Embryo zu bilden (Titel)	295
13. RADOVANOVIC, M., Zur Phylogenie der Solenoglypha. 4 Abb.	92-101
28. RIETSCHEL, P., Über den Stich der Honigbiene	169-171
11. ROTMANN, ECKHARD, Reiz und Reizbeantwortung in der Amphibienentwicklung. 7 Abb.	76-83
22. SCHINDLER, OTTO, Entwicklung der Larven von Barsch (<i>Perca fluviatilis</i> L.) und Hecht (<i>Esox lucius</i> L.). 8 Abb.	141-149
20. SICK, H., Die Bedeutung der Tympanalorgane der Lepidopteren für die Systematik	131-135
35. SPIEGEL, ARNOLD, Die Geburt beim Javamakaken. (Titel)	295
23. STOLTE, HANS ADAM, Über Regeneration und Nervensystem nach neuen Versuchen an Anneliden und Nemertinen. 3 Abb.	149-156
32. SÜFFERT, FRITZ, Neuere Untersuchungen über visuelle Anpassung.	248-295
36. VOGT, WALTER, Rhythmik der Furchung (Film) (Titel)	295
9. WUNDER, WILHELM, Das Verhalten von Knochenfischen beim Ausschlüpfen aus dem Ei und in den ersten Lebenstagen	60-65
37. Vorstand, Mitgliederverzeichnis, Postscheckkonto	296-311
38. Inhaltsverzeichnis	312-313

